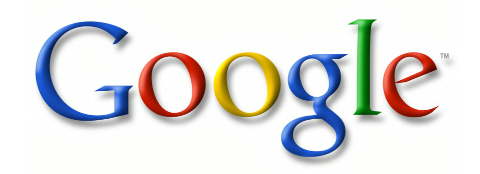
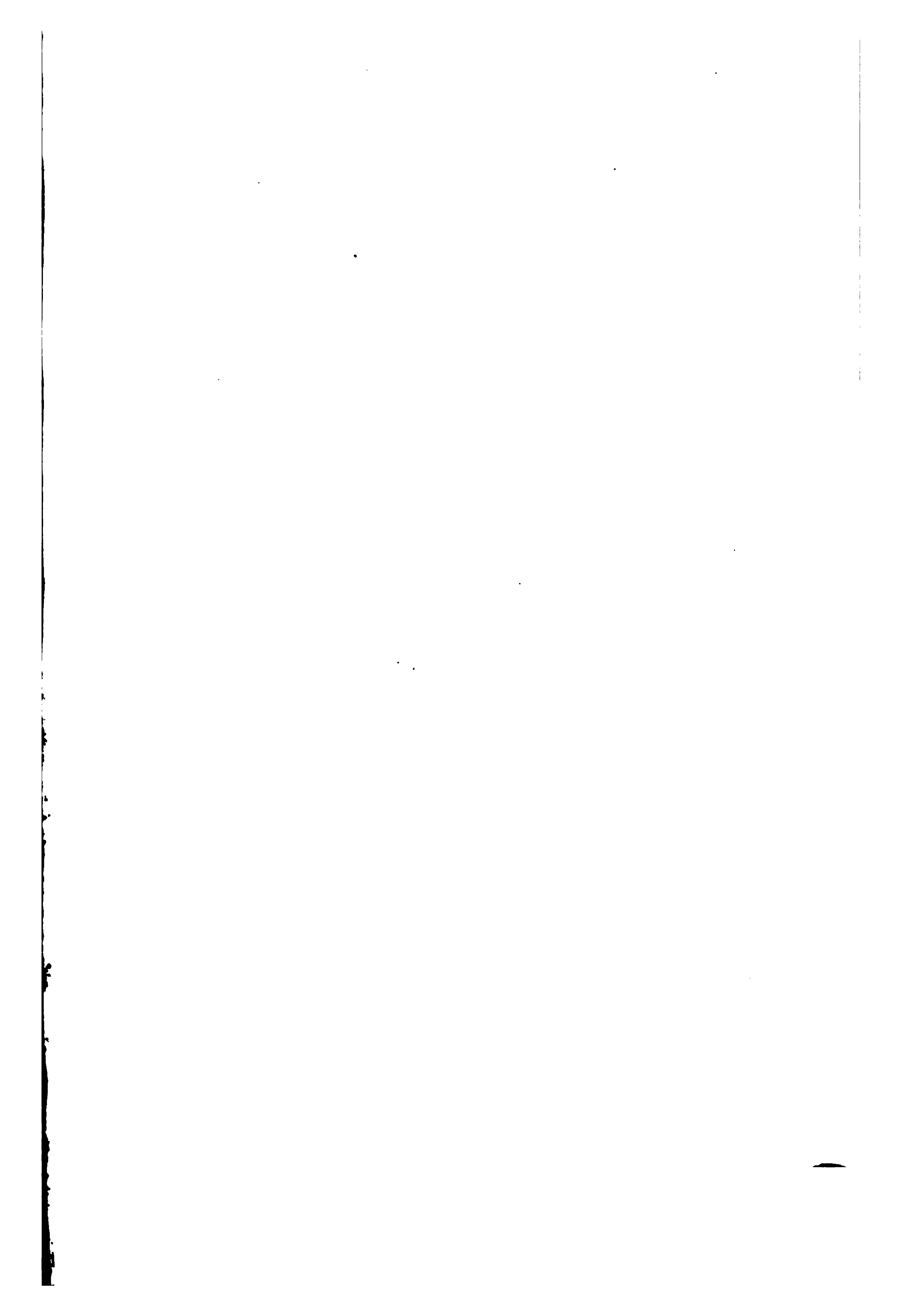



LELAND·STANFORD·JVNIOR·VNIVERSITY







Tierbau und Tierleben

in ihrem Zusammenhang betrachtet

von

Dr. Richard Hesse und Dr. Franz Doflein
Professor an der Universität Bonn — Professor an der Universität Freiburg i. B.

II. Band:

Das Tier als Glied des Naturganzen

von

Franz Doflein

Leipzig und Berlin
Druck und Verlag von B. G. Teubner
1914

Das Tier
als Glied des Naturganzen

von

Franz Doflein

Mit 740 Abbildungen im Text und 20 Tafeln in Schwarz- und Buntdruck nach Originalen von W. Engels, W. Heubach, M. Hoepfel, E. Kißling, B. Liljefors, C. Merculiano, P. Neuenborn, R. Oeffinger, W. Schroeder, F. Skell u. a.



Leipzig und Berlin
Druck und Verlag von B. G. Teubner

Meinem lieben Freund

Ludwig Doederlein

gewidmet

Vorwort.

Nach mehr als zehnjähriger Arbeit liegt nunmehr auch der zweite Band unseres Werkes fertig vor. Während im ersten Band der Schwerpunkt der Darstellung auf den Bauverhältnissen und Funktionen der Tierkörper und ihrer Teile lag, behandelt der zweite Band vorwiegend die Erscheinungen des Tierlebens. Mehr noch als beim ersten Band waren hier neue Gebiete zu erschließen; denn eine zusammenhängende Darstellung der gesamten Erscheinungen des Tierlebens lag überhaupt noch nicht vor. Das interessante und anregende Buch C. Sempers behandelt nur Bruchstücke der hier gestellten Aufgabe und muß in vielen Teilen heute als veraltet bezeichnet werden. Zwar hat speziell die deszendenztheoretische Forschung den Anlaß zur Bearbeitung einer Anzahl von Kapiteln gegeben, welche auch in diesem Bande zur Darstellung gelangt sind. So gibt es viele glänzende Bearbeitungen des Gebietes der Schutzanpassungen, der Mimikry, der Symbiose, der geschlechtlichen Zuchtwahl und der Brutpflege. Für andere Kapitel mußte aber das ganze Material erst mühsam gesammelt und unter die Gesichtspunkte der Darstellung gebracht werden. Das bringt es mit sich, daß z. B. die Kapitel über die Ernährung der Tiere, über den Parasitismus, über Schutz und Verteidigung, über das Verhältnis der Geschlechter, über Brutpflege, über Geselligkeit und Herdenbildung und ferner einige der Abschnitte des zweiten Buches manches Neue an Tatsachen, Gedanken und Gesichtspunkten enthalten.

Wenn ich auch oft unter dem Druck der großen, endlos scheinenden Arbeit und vor allem unter dem Bewußtsein, von eigenen Forschungen abgehalten zu sein, gelitten habe, so sehe ich doch mit Freude auf die genußreichen Stunden zurück, welche mir die gedankliche Bewältigung des ungeheuren Stoffes bereitet hat. Allerdings bilde ich mir nicht ein, daß diese Bewältigung mir in allen Dingen restlos gelungen sei. Im Gegenteil, ich bin mir wohl bewußt, daß trotz der langen Zeit, welche ich auf die Bearbeitung verwandte, es mir nicht vergönnt war, alle die großen Probleme, über welche ich in diesem Buch eine Meinung äußern mußte, so zu beherrschen, daß sie in der Darstellung klarer oder in der Erforschung vertiefter geworden sind, als sie bisher waren. Wenn es mir aber gelungen ist, einzelne neue Probleme aufzustellen und alte Probleme in einer Weise aufzufassen, daß sie erneute Diskussion finden, so darf ich damit zufrieden sein. Auch der gebildete Laie, welcher dies Buch liest, wird aus einer Darstellung unter neuen Gesichtspunkten Anregung finden; denn auch der zweite Band unseres Werkes ist, wie schon das Vorwort zum ersten Band betonte, so geschrieben, daß er für jeden lesbar ist, welcher über eine gute Schulbildung verfügt. Die Entwicklung der modernen Schulen hat uns erlaubt, an unsere Leser etwas höhere Ansprüche zu stellen, als es vor zwanzig Jahren noch möglich gewesen wäre.

Bei der ungeheuren Fülle des Stoffes und der relativ großen Verschiedenheit der bearbeiteten Gebiete muß ich befürchten, daß mir hie und da ein Irrtum in sachlicher Beziehung unterlaufen sein kann. Die Darstellung ist aber stets mit der größten Gewissenhaftigkeit auf eigenes Studium der Naturobjekte oder auf Originalarbeiten der Literatur gestützt. Gerade der Umstand, daß ich sowohl auf meinen Reisen als auch im Laboratorium

zahlreiche eigene Studien durchführte, welche mich über manche Grundlagen der darzustellenden Probleme aufklären sollten, hat es verschuldet, daß die Fertigstellung des Buches sich so lange verzögerte. Aber nur dadurch konnte die Arbeit mir die richtige Befriedigung gewähren, daß ich sie ebensosehr auf eigene Beobachtungen des lebenden Tieres wie auf das Studium der Literatur aufbaute.

So ist denn auch die Mehrzahl der Abbildungen als Original auf Grund eigener Studien angefertigt worden. Eine große Anzahl von vortrefflichen Künstlern hat sich in den Dienst dieser Aufgabe gestellt. Ein Blick auf die Illustrationen des Buches wird zeigen, daß es mein Streben war, in dem Bilderschmuck des Buches eine vollkommene sachliche Richtigkeit mit möglichst hohen künstlerischen Qualitäten zu vereinigen. Bei diesem Bestreben wurde ich von den sämtlichen Künstlern in der verständnisvollsten Weise unterstützt. Ich möchte hier mit besonderer Anerkennung das leider so früh verstorbene Fräulein E. Kißling und Herrn W. Engels erwähnen, welche während der vielen Jahre mit mir gemeinsam die darzustellenden Objekte wissenschaftlich studierten, ehe sie sich an die künstlerische Arbeit machten. Auf die bekannten hervorragenden Tierdarsteller und Naturschilderer, von denen Werke diesem Band beigegeben sind, brauche ich nur hinzuweisen. Daß nicht alle meine Versuche, in den Bildern wissenschaftliche Treue mit künstlerischer Vollkommenheit zu vereinigen, von Erfolg gekrönt waren, wird jeder verstehen, welcher weiß, wie wenig die Ausbildung unserer modernen Künstler gerade die Fähigsten unter ihnen zur Illustration geeignet macht.

Einer Reihe von Kollegen, Freunden und vor allem von meinen Studenten bin ich für eine Anzahl von Naturphotographien zu Dank verpflichtet, mit denen dieser Band geschmückt ist. Soweit es möglich war, wurde die heute so vervollkommnete Kunst der Photographie zur Illustration des Buches herangezogen. So enthält denn auch dieses Werk eine Anzahl von Natururkunden.

Noch weniger kann ich aber alle diejenigen mit Namen erwähnen, welche mich durch Material, durch Literatur und durch Ratschläge bei meiner Arbeit unterstützt haben. Von fast allen Museen und zoologischen Gärten, von sehr vielen zoologischen Instituten und Stationen habe ich Unterstützung erfahren. Allen den dabei beteiligten Kollegen sage ich hiermit öffentlich Dank.

Vor allem aber muß ich auch meinem Freund Hesse in Bonn für die große Sorgfalt danken, mit der er das ganze Manuskript durchsah, mit der er viele Abänderungen und Zusätze anregte. Für Hilfe bei der Korrektur bin ich meinen Assistenten Dr. H. Balß in München und Dr. A. Kühn in Freiburg zu Dank verpflichtet. Daß das Buch eine so vollkommene und vielseitige Ausstattung erfuhr, verdanke ich dem großzügigen Entgegenkommen der Verlagsbuchhandlung, welche ohne Rücksicht auf die Kosten auf alle meine Wünsche einging.

Möge das Buch, an dessen Vollendung so viele mitgearbeitet haben, das Seinige dazu beitragen, daß die Auffassung sich mehr und mehr Bahn breche, daß die Zoologie die Wissenschaft vom lebenden Tier ist.

Freiburg i. Br., im April 1914.

Franz Doflein.

Inhaltsverzeichnis.

Erstes Buch.

Das Tier und die belebten Elemente seines Lebensraums.

Zweites Buch.

Das Tier und die unbelebten Elemente seines Lebensraumes.

Drittes Buch.

Schluß.

Die Zweckmäßigkeit im Tierbau und Tierleben und ihre Erklärungen.

Tafelverzeichnis.

Literaturverzeichnis.

Die mit (Z.) bezeichneten Werke bieten zusammenfassende Übersichten des betreffenden Gebietes, die mit (L.) bezeichneten enthalten eingehende Literaturverzeichnisse.

Größere Abschnitte des Gesamtgebietes finden in folgenden Werken Darstellung: C. Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. — Brehms, Tierleben. 3. Aufl. im Erscheinen. — Naumann, Vögel Deutschlands. 2. Aufl. 1900. — M. Weber, Die Säugetiere. Jena 1904. (L.) — A. Günther, Handbuch der Ichthyologie. Wien 1886. (Z.) — Rösel von Rosenhof, Monatlich herausgegebene Insektenbelustigungen. Nürnberg 1745—1761. — K. Kraepelin, Die Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt. 2. Aufl. Leipzig 1914. (Z.) — H. Simroth, Abriß der Biologie der Tiere. 2. Aufl. Leipzig 1910. (Z.) — M. Weber, Biologie der Tiere, in: Lehrbuch der Biologie für Hochschulen. Leipzig 1911. — H. Driesch, Philosophie des Organischen. 2 Bde. Leipzig 1911. — K. Keller, Leben des Meers. Leipzig 1895. (Z.) — C. Lampert, Das Leben der Binnengewässer. 2. Aufl. Leipzig 1910. (Z.) — A. Brauer, Die Süßwasser Deutschlands. Jena. 20 Hefte. — L. H. Morgan, Experimentelle Zoologie. Leipzig. (Z.) — H. Przibram, Experimentelle Zoologie. 3 Bde. Wien. (Z.) — V. Graber, Vergleichende Lebensgeschichte der Insekten. München 1877. (Z.)

Reisewerke, welche biologische Beobachtungen über Gebiete enthalten, die in diesem Band behandelt sind: Bates, Ein Naturforscher am Amazonenstrom. — Belt, Ein Naturforscher in Nikaragua. — Darwin, Reise eines Naturforschers um die Welt. Stuttgart 1893. — C. Chun, Aus den Tiefen des Weltmeers. 2. Aufl. Jena 1903. — A. Alcock, A Naturalist in Indian Seas. London 1902. — H. O. Forbes, Wanderungen eines Naturforschers im malayischen Archipel. Jena 1886. — F. Doflein, Ostasienfahrt. Leipzig 1906. — F. u. P. Sarasin, Celebes. Wiesbaden 1905. — Semon, Im australischen Busch. 2. Aufl. Leipzig 1903. — F. M. Chapman, Camps and Cruises of an Ornithologist. New York 1908. — C. G. Schillings, Mit Blitzlicht und Büchse. Leipzig 1905. — W. H. Hudson, A Naturalist in La Plata. London 1895. — A. R. Wallace, Der malayische Archipel. Braunschweig 1869. — R. F. Scott, Letzte Fahrt. Leipzig 1913. — F. Doflein, Von den Antillen zum fernen Westen. Jena 1900. — A. Weber-van Bosse, Ein Jahr an Bord der Siboga. Leipzig 1905.

Erstes Buch. 1. Kapitel: K. Möbius, Über die Tiere der Schleswig-Holsteinischen Austernbänke, ihre physikalischen und biolcgischen Lebensbedingungen. Sitzungsber. Akad. Wissensch. Berlin 1893. — T. S. Palmer, The danger of introducing noxious animals and birds. Yearbook departement agriculture 1898.

2. Kapitel: 1—6. E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888. — W. Liebmann, Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfraß. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Vol. 46, N. F. 39. 1910. — R. Heß, Der Forstschutz. 4. Aufl. Leipzig 1914. (Z.) — Judeich u. Nitsche, Forstinsektenkunde. Berlin 1895. — O. Bütschli, Die Protozoen. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Heidelberg u. Leipzig 1880—1885. (Z.) — C. W. Andrews, On the Robber-Crab, Proceedings Zoological Society London 1909. — Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. (Z.) — D. Geyer, Unsere Land- und Süßwassermollusken. Stuttgart. (Z.) — D. Geyer, Die Weichtiere Deutschlands. Stuttgart. (Z.) — B. Berger, Über die Widerstandsfähigkeit der Tenebriolarven gegen Austrocknung. Archiv f. d. ges. Physiologie. Vol. 18. 1907. — F. Doflein, Die Pilzkulturen der Termiten. In Verh. d. Deutschen Zool. Ges. 1905. — K. Escherich, Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig 1909. (Z. L.) — A. Möller, Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Jena 1893. — K. Escherich, Die Ameise. Braunschweig 1906. (Z. L.) — W. M. Wheeler, Ants. New York 1910. (Z. L.) — H. Müller, Handbuch der Blütenbiologie. Herausg. von Knuth. (Z. L.) — O. v. Kirchner, Blumen und Insekten. Leipzig u. Berlin 1911. (Z.) — E. Friese, Apidae Europeae. (Z. L.) — P. Mayer, Zur Naturgeschichte der Feigeninsekten. Mitt. zoolog. Station Neapel. Vol. 3. 1882. — F. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911. (Z. L.) — J. W.

Spengel, Die Nesselkapseln der Aeolidier. In naturwissensch. Wochenschrift. 1904. — J. Biedermann, Vergleichende Physiologie der Ernährung. In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. (Z. L.) — Hermann, Die Spinnen Ungarns. (Z.) — H. Mc Cook, The Honeyants of the gardens of the Gods. Philadelphia 1882. — C. v. Wesenberg-Lund, Biologische Studien über netzspinnende Trichopterenlarven. Internationale Revue f. Hydrobiologie 1911. — P. Schiemenz, Über die Nahrung unserer gewöhnlichen Wildfische. Beilage Deutsche Fischereizeitung 1905. — 7. Grünberg, Die blutsaugenden Dipteren. Jena 1907. (Z.) — Dönitz, Die Zecken. 1907. — Büsgen, Der Honigtau. Jena. — 8. A. Steuer, Planktonkunde. Leipzig. (Z. L.) — A. Thienemann, Die Silberfelchen des Laacher Sees. Zool. Jahrb. Syst. Bd. 32. 1912. — W. Kükenthal, Die arktischen Wale. In Fauna arctica. Jena 1900. — H. Lohmann, Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. — 9. A. Lang, Die festsitzenden Tiere. Jena. (Z.) — S. Kent, The great Barriere Reef. — 10. A. Stiasny, Zur Kenntnis der Lebensweise von Balanoglossus. Zool. Anzeiger. Bd. 35. 1910. — J. v. Uexküll, Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909. — List, Monographie der Mytiliden, in: Fauna und Flora des Golfs von Neapel. — 11. Ch. Darwin, Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Stuttgart 1899. — 13. P. Mégnin, La Faune des Cadavres. Paris. Masson. (Z.) — G. H. Fabre, Souvenir entomologique. Vol. 9. Paris. Davon einiges deutsch. Bilder aus der Insektenwelt. Stuttgart. Kosmos Verlag. — 14. E. Maupas, La Mue et l'Encystement chez les Nématodes. In Arch. zool. exper. (3). Vol. 7. 1899. — F. A. Potts, Notes on the free-living Nematodes. In Quart. Journ. mikr. sc. (N. S.) Vol. 55. 1910. — 15. F. Pax, Die Aktinien. In Ergebnisse der Zoologie. 1914. (Z. L.) — O. Hertwig, Die Symbiose im Tierreich. Jena 1883. (Z.) — K. Brandt, Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. In Mitteil. zoolog. Station Neapel. Bd. 4. 1883. — P. Buchner, Die intracelluraren Symbionten der Hemipteren. Jena 1912. — P. Kammerer, Die Symbiose. Stuttgart 1914. (Z.) — L. Faurot, Étude sur les associations entre les Pagures et les Actinies. Archives zool. expér. (5). Vol. 5. 1910. — 17. M. Braun, Die tierischen Parasiten des Menschen. Würzburg 1910. (Z.) — R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Leipzig u. Heidelberg 1879—1886. (Z.) — F. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena 1911. (Z. L.) — A. Looß, Schmarotzertum in der Tierwelt. Leipzig 1892. (Z.) — J. Fiebiger, Die tierischen Parasiten der Haustiere. Wien 1912. (Z.)

3. Kapitel: Weismann, Darwin, Wallace. — R. Semon, Über den Zweck der Ausscheidung von freier Schwefelsäure bei Meeresschnecken. Biol. Centralbl. Bd. 9. 1889. — E. S. Faust, Die tierischen Gifte. Braunschweig 1906. (Z.) — O. Taschenberg, Die giftigen Tiere. Stuttgart 1909. (Z.) — M. C. Piepers, Mimikry, Selection, Darwinismus. Leiden 1903. — G. Marshall, Five years observations on the Bionomics of southafrican Insects. Trans. Ent. Soc. London 1902. — A. Jakobi, Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913. (Z. L.) — Haase, Untersuchungen über die Mimikry. Zoologica. Stuttgart 1893. — F. Gamble u. F. W. Keeble, Hippolyte variuns. A study in colour-change. Quart. Journ. micr. Sci. Vol. 43. — G. Bosseler, Die Gattung Myrmecophana Brunner. In Zool. Jahrbücher Abt. Systematik. — C. Aurivillius, Die Maskierung der oxyrhynchen Dekapoden. In Svenska Vet. Akad. Handl. Vol. 23. Stockholm 1889. — Minckiewicz, Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb. Bd. 28. Systematik 1909. — F. Doflein, Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit. Biol. Centralbl. 1908. — Metschnikoff, Die Immunität.

4. Kapitel: 1. A. Seitz, Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zahlreiche Aufsätze in Zool. Jahrb. Syst. Bd. 6—10. 1893—1897. — Ch. Darwin, Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Stuttgart 1902. — J. Meisenheimer, Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorgangs und der Eiablage bei Helix pomatia. Zool. Jahrb. Bd. 25. Syst. 1907. — H. Blunck, Das Geschlechtsleben bei Dystiscus marginalis. 1 und 2 in Zeitschr. wissenschaftl. Zool. Bd. 52, 1912 u. Bd. 54, 1913. — V. Häcker, Der Gesang der Vögel. Jena 1900. — C. v. Heß, Experimentelle Untersuchungen über den angeblichen Farbensinn der Bienen. Zool. Jahrbücher, Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 34. 1913. — C. v. Heß, Untersuchungen über den Lichtsinn bei Fischen. Arch. Augenheilk. Bd. 64. Ergänzungsheft 1909. — K. v. Frisch, Zur Frage von dem Farbensinn der Tiere. Verhandl. der Naturforscher-Versammlung. Wien 1913. — K. v. Frisch, Sind die Fische farbenblind? Zool. Jahrbücher, Abt. f. allgem. Zool. und Physiol. Bd. 33. 1912. — 2. Dr. S. Jordan und andere, Ergebnisse der Behringsmeerkommission. In Senate Documents U. S. A. — 3. C. Chun, Monographie der Ctenophoren in: Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Bd. 1. — 4. F. H. A.

Marshall, Physiology of reproduction. London 1910. — S. Lo Bianco, Notizie biologiche riguardante specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. In Mitt. d. zool. Station Neapel. Bol. 19. 1909. — J. H. Boas, Über eine den Maikäferjahren analoge Erscheinung bei Saperda populnea. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bol. 25, Heft 2. 1907. — 5. E. Wolf, Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. In Zool. Jahrb. Bol. 22. Syst. 1905. — R. Heymons, Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen. Arch. akad. Wissensch. Berlin 1902. — U. Gerhardt, Studien über die Kopulation einheimischer Epeiriden. Zool. Jahrb. Syst. Bol. 31. 1911. — H. C. Mc Cook, American Spiders. Philadelphia 1889. — G. W. and E. G. Peckham, Observations on sexual selection in Spiders of the family Attidae. Occas. pap. Nat. hist. soc. Wisconsin. Vol. 1. 1889. — A. Seitz, Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Syst. Bol. 7. 1894. — A. Petrunkewitsch, Sense of sight, courtship and mating in Dugesiella hentzi. In Zool. Jahrb. Syst. Bol. 31. 1911.

5. Kapitel: J. Bosseler, Insektenwanderungen in Usambara. Insektenbörse. Bol. 23. 1906. — Schauinsland, Drei Monate auf einer Koralleninsel Laysan. Bremen 1899. — Joh. Schmid, Contributions to the Life-History of the Eel. Conceil permanent pour l'exploration de la mer, Rapports et Procès-verbaux. Vol. 5. 1906 — F. Heincke, Naturgeschichte des Herings. Abh. des deutschen Seefischereivereins. Bol. 1 u. 2. 1897 u. 1898. — F. Zschokke. Der Lachs und seine Wanderungen. — H. Gätke, Die Vogelwarte Helgoland. Braunschweig 1891. — O. Hermann, Zahlreiche Berichte über die ungarische Vogelwarte in Aquila. Budapest. — J. Thienemann, Der Zug des weißen Storchs. Zool. Jahrb. Suppl. 12. 1910. Festschr. f. Braun. — S. Exner, Über das Orientierungsvermögen der Brieftauben. — H. E. Ziegler, Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Bol. 10. 1898. — F. Knauer, Tierwanderungen und ihre Ursachen. Köln 1909. (Z.) — J. A. Palmén, Über die Zugstraßen der Vögel. Leipzig 1876.

6. Kapitel: E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. 1. u. 2. Aufl. Jena. (Z. L.) — A. Kühn, Hydroiden. Ergebnisse der Zoologie. Bol. 4. 1913. (Z. L.) — Küster, Die Gallen. Leipzig 1910. (Z.) — Roß, Gallen und Gallenerreger. Jena 1912. (Z.) — O. M. Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Berlin 1913. (Z.) — H. Ludwig, Brutpflege bei Echinodermen. Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904. — N. Holmgren, Über vivipare Insekten. In Zool. Jahrb. Syst. Bol. 19. 1903. — R. Kolster, Über die Embryotrophe, speziell bei Zoarces viviparus. Festschrift für Palmén. Helsingfors 1905—07. — R. Wiedersheim, Brutpflege bei Amphibien. Biol. Zentralbl. — Brandes und Schoenichen, Die Brutpflege der schwanzlosen Batrachier. Stuttgart 1901. — O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena. (Z.) — P. Ch. Mitchell, Die Kindheit der Tiere. Stuttgart. — C. Lloyd Morgan, Animal behaviour. London 1900. — K. Grooß, Spiele der Tiere. 2. Aufl. Jena 1907.

8. Kapitel: H. v. Buttel-Reepen, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates. Leipzig 1903. — H. Friese, Beiträge zur Biologie der solitären Blumenbienen. Zool. Jahrb. Syst. Bol. 5. 1891. — R. Wagner, Psycho-biologische Untersuchungen an Hummeln. Zoologica. Stuttgart. Bol. 19. 1905. — H. v. Buttel-Reepen, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Leipzig 1900. — E. Zander, Bienenbuch. — K. Escherich, Die Ameise. Braunschweig 1906. (Z.) — K. Escherich, Die Termiten. Leipzig 1909. (Z.) — K. Escherich, Termitenleben auf Ceylon. Jena 1911. — A. Forel, Les fourmis de la Suisse. Neue Denkschr. d. Allgem. Schweizer Gesellsch. f. Naturwissensch. Zürich 1874. — E. Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl. Stuttgart 1909. — W M. Wheeler, Ants. New York 1910. (Z. L.) — F. Doflein, Beobachtungen an den Weberameisen. Biol. Centralbl. Bol. 25. 1905. — B. Grassi und A. Sandias, Constituzione e soiluppo della società dei Termitidi. Atti Acad. Gioenia. Vol. 6. 1893. — N. Holmgren, Studien über südamerikanische Termiten. Zool. Jahrb., Abt. System. Bol. 23. 1906.

Zweites Buch. 9. Kapitel: B. Friedländer, Über den sog. Palolowurm. In Biol. Centralblatt. Bol. 18. 1898. — G. Bohn, La persistance du rhythme des marées chez l'Actinia équina. C. R. Soc. biol. Paris. Vol. 61. 1906. — R. Semon, Mneme. 2. Aufl. Leipzig 1908. — F. Immermann, Beiträge zur Altersbestimmung der Fische. Arb. deutsch. wissenschaftl. Kommission f. internationale Meeresforschung. Helgoland. N. F. Bol. 8. 1907.

10. Kapitel: L. Doederlein, Landtiere und Wassertiere. — R. Hesse, Die ökologischen Grundlagen der Tierverbreitung. In Geogr. Zeitschr. Bol. 19, Heft 5 u. ff. — Cuénot, L'influence du milieu. Paris. — A. Miall, Aquatic Insekts. London 1912. (Z.) — E. Hentschel, Die Meeres-

säugetiere. Leipzig 1913. (Z.) — W. Kükenthal, Über die Anpassungen der Säugetiere an das Leben im Wasser. In Zool. Jahrb. Syst. Bol. 5. 1890. — A. Steuer, Biologisches Skizzenbuch von der Adria. Leipzig. — G. Antipa, Die Biologie des Inundationsgebiets der unteren Donau. Jena 1912. — Ergebnisse der Deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia. Viele Bände. Jena. — J. Walter, Lithogenesis der Gegenwart. Jena. — J. Loeb, Die Tropismen. In Winterstein, Handbuch der vgl. Physiologie. Jena 1913.

12. Kapitel: F. Doflein, Ostasienfahrt. Leipzig 1906. — P. Steinmann, Tierwelt der Gebirgsbäche. — C. v. Wesenberg-Lund, Die Brandungsfauna der Süßwasserseen. In Internat. Rev. Hydrobiol. — K. Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. Leipzig 1880. (Z.) — K. Krümmel u. H. Boguslawski, Handbuch der Ozeanographie. 2. Aufl. Stuttgart. (Z.) — Ph. Botazzi u. J. Enriquez, Über die Bedingungen des osmotischen Gleichgewichts und des Gleichgewichtsmangels zwischen den organischen Flüssigkeiten und dem äußeren Medium bei Wassertieren. In Arch. f. (Anat. und) Physiologie. 1901. Suppl. — L. Frédéricq, Sur la concentration moléculaire du sang et des tissus chez les animaux aquatiques. In Arch. de Biologie. Vol. XX. 1904. — K. Brandt, Die Fauna der Ostsee, insbesondere der Kieler Bucht. Verhandl. d. deutschen Zool. Ges. 1897. (Z.) — R. Lauterborn, Süßwasserfauna. In Handwörterbuch der Naturwissensch. Vol. IX. 1913. (Z.) — A. Thienemann, Die Salzwassertierwelt Westphalens. Verhandl. deutsch. Zool. Ges. 1913. — R. Schmidt, Die Salzwasserfauna Westphalens. Jahresber. westphälischer Provinzialverein. Wissenschaft und Kunst 1913. — A. Steuer, Biologisches Skizzenbuch für die Adria. Leipzig 1910. — J. E. V. Boas, Über den ungleichen Entwicklungsgang der Salzwasser- und Süßwasserform von Palaemonetes varians. In Zool. Jahrb. Vol. 4. 1889.

13. Kapitel: A. Pictet, Influence de l'alimentation sur la formation du sexe chez les Lépidotères. Arch. de Sc. phys. T. Mem. de la Soc. de Phys. 1905.

14. Kapitel: R. Issel, Sulla biologia termale. Int. Revue der gesamten Hydrobiologie. Vol. 1. 1908. — A. Handlirsch, Beiträge zur exakten Biologie. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissenschaften. Wien. Vol. 122. 1913. — F. Zschokke, Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit. Fortschritte der Naturwissenschaften. Vol. 4. 1912. (Z.) — Merzbacher, Winterschlaf. Referat in Ergeb. d. Physiol. Vol. 3. (2). 1904. (Z. L.) — E. Weinland u. M. Riehl, Beobachtungen am winterschlafenden Murmeltier. Zeitschr. f. Biol. Vol. 49. — R. Woltereck, Über natürliche und künstliche Varietätenbildung bei Daphniden. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch. 1908. — R. Woltereck, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung. Ebenda 1909. — C. v. Wesenberg-Lund, Plancton-Investigations in danish lakes. Part 1. 1908. — A. Weismann, Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Systematik. 1895. — Standfuß, Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge. 2. Aufl. Jena 1896. (Z.) — E. Fischer, Lepidopterologische Experimentalforschungen. Allgem. Zeitschr. f. Entomologie. — E. Fischer, Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allgem. Zeitschr. f. Entomologie. Vol. 7. 1902. — W. L. Tower, An investigation of Evolution in Chrysomelid Beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution Publications. Washington. Vol. 48. 1906. — P. Kammerer, Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte und Laubfrosch. Arch. f. Entwm. Vol. 22. 1906. — P. Kammerer, Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. Arch. f. Entwm. Vol. 25. 1907. — R. Hertwig, Über die Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Zentralbl. 1906. — P. Kammerer, Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung. 12. Flugschrift d. Deutsch. Ges. f. Züchtungskunde. 1910.

15. Kapitel: F. Doflein, Brachyura. Ergebnisse deutsch. Tiefsee-Expedition. Vol. 6. 1905. — L. v. Dobkiewicz, Über die Augen der Tiefseegalatheiden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Vol. 99. 1912. — K. v. Rosen, Studien am Sehorgan der Termiten. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Vol. 35. 1913. — O. Hamann, Europäische Höhlenfauna. Jena 1896. (Z.) — P. Kammerer, Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguineus Laur. Arch. f. Entwm. Vol. 33. 1912. — F. Doflein, Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Centralbl. Vol. 23. 1903. — A. Brauer, Tiefseefische. Ergebnisse d. deutsch. Tiefsee-Expedition. — V. Franz, Das Auge der Wirbeltiere. Oppel, Vgl. Histologie der Wirbeltiere. Jena 1913. (Z.) — Racowitza und Mitarbeiter, Zahlreiche Untersuchungen über Höhlentiere. In Arch. Zool. Exp. et génér. 1905—13. — F. Gamble u. F. W. Keeble, Hippolyte varians, a study in colour-change. Quart. Journ. microsc. Sci. Vol. 43. 1900. — V. Bauer, Über die Ausnützung strahlender Energie im intermediären Fettstoffwechsel der Garneelen.

Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 13. 1912. — W. Schleip, Der Farbenwechsel von Dixippus morosus. Zool. Jahrb., Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol. Bd. 30, Heft 1. 1910.

Drittes Buch. 16. Kapitel: Ch. Darwin, Entstehung der Arten. Stuttgart 1899. (Z.) — Ch. Darwin, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Stuttgart 1873. (Z.) — Ch. Darwin, Abstammung des Menschen. Stuttgart 1902. (Z.) — J. J. de Lamarck, Zoologische Philosophie. Leipzig 1903. — A. Pauly, Darwinismus und Lamarckismus. München 1905. — H. Driesch, Philosophie des Organischen. Leipzig 1909. — L. Plate, Handbuch der Selektionstheorie. 4. Aufl. Leipzig 1913. (Z. L.) — A. R. Wallace, Der Darwinismus. Braunschweig 1893. — J. P. Lotsy, Vorlesungen über Deszendenztheorieen. Jena 1906. (Z.) — Kultur der Gegenwart. Teil III, Abt. 4, Teubner, Leipzig. — A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie. 3. Aufl. Jena 1913. (Z.) — R. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 2. Aufl. Leipzig 1913. (Z.) — E. Bauer, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911. — V. Häcker, Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig 1913. — E. Wasmann, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl. Stuttgart 1909. — L. Plate, Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung des Menschen. Leipzig 1913.

17. Kapitel: H. Jennings, Das Benehmen der niederen Tiere. Leipzig 1908. — H. E. Ziegler, Der Begriff des Instinkts einst und jetzt. 2. Aufl. Jena 1910. — C. Lloyd Morgan, Instinkt und Gewohnheit. Leipzig 1909. — C. Lloyd Morgan, An Introduction in Comparative Psychology. London 1903. — W. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Tierseele. 4. Aufl. Hamburg 1906. (Z.) — A. Forel, Das Sinnesleben der Insekten. München 1910. — O. Zur Strassen, Die moderne Tierpsychologie. Leipzig 1908. (Z.) — G. J. Romanes, Die geistige Entwicklung im Tierreich. Leipzig 1885. — R. Semon, Mneme. 2. Aufl. Leipzig 1908. — E. Wasmann, Instinkt und Intelligenz im Tierreich. 4. Aufl. Freiburg 1910. — G. Kafka, Einführung in die Tierpsychologie. Leipzig 1913. (Z.) — H. Driesch, Die Seele als elementarer Naturfaktor. Leipzig 1903.

Einleitung.

Im ersten Band dieses Werkes wurde der Tierkörper als lebensfähige Einheit geschildert; es wurde gezeigt, wie die Teile und das Ganze zum Leben geeignet sind, wie alles zusammengreift, um, wie bei einer Maschine, das Funktionieren zu ermöglichen. Wenn wir für einen Augenblick den Vergleich des Tierkörpers mit einer Maschine beibehalten wollen, so können wir sagen, daß in dem ersten Band dargestellt war, wie die Maschine unter den jeweils idealen Bedingungen laufen kann.

Wir wissen, daß eine Maschine am besten, sichersten und längsten funktioniert, wenn sie nach Möglichkeit vor der Einwirkung äußerer Einflüsse gesichert ist. Feine Präzisionsmaschinen sind in Glashäusern oder unter Glasglocken eingeschlossen, aber auch gröbere Maschinen bringt man mit Vorliebe in Kellerräumen oder gesicherten Gewölben unter. Viele Maschinen aber müssen beim Gebrauch verschiedenen vielfach wechselnden Einflüssen der Außenwelt ausgesetzt werden. Sie sind dann mit allen möglichen Zutaten ausgestattet, welche zum Teil das eigentliche Wesen der Maschine verdecken und welche dazu bestimmt sind, ihr richtiges Arbeiten unter den Einflüssen zu gewährleisten, denen sie während ihrer Tätigkeit ausgesetzt sein wird. Und so ist eine Maschine vielfach von Beiwerk umkleidet, das uns schon von außen erkennen läßt, mit welchen Elementen eine solche Maschine während ihrer Funktion in Berührung treten wird. Man denke nur an ein Dampfschiff, ein Torpedo, ein Luftschiff, eine Lokomotive mit Schneepflug usw.

Wie eine solche Maschine, so muß auch der Tierkörper eine ganz besondere Ausrüstung besitzen, um den normalen oder auch gewissen abnormen Bedingungen trotzen zu können, denen er in seinem Leben begegnen wird. Ja, ein Organismus besitzt eine noch viel kompliziertere und vielseitigere Ausstattung als eine Maschine; denn er ist nicht nur für einige wenige Bedingungen und Gefahren vorbereitet, sondern durch tausend Fäden mit der umgebenden Natur verknüpft.

Und zwar ist jede Tierart in ihrer Weise und in besonderer Methode gesichert, um den Lebenskampf aufnehmen zu können. Für jede Tierart sind die Bedingungen der Existenz besondere. Wir bezeichnen die Gesamtheit der Einflüsse, die während des individuellen Lebens auf eine Tierart einwirken, als den „Lebensraum" der Art. Wie schon angedeutet, sind die Faktoren, welche die Eigenart des „Lebensraumes" bedingen, außerordentlich vielfältig. Fassen wir irgendeine beliebige Tierart ins Auge, so erkennen wir ohne weiteres, daß zu den Faktoren, welche ihre Existenz gewährleisten, zunächst einmal z. B. die Luft oder das Wasser gehören, in welchem sie vorkommt, dann deren besondere Beschaffenheit, also z. B. Sauerstoffreichtum, Salzgehalt, ferner Temperatur, Licht, kurz, die Gesamtheit der chemischen und physikalischen Eigenschaften der Umgebung des Tieres. Eine nicht geringere Rolle spielt aber auch die Form der das Tier umgebenden Gegenstände, ob sie glatt oder rauh sind, ferner ob sie hart oder weich sind usw.; ebenso bedeutungsvoll wie die angedeuteten Faktoren, welche die unbelebte Umgebung eines Organismus ausmachen, sind die Einflüsse, welche von den in dem Verbreitungsgebiet des Tieres vorkommenden Tieren und Pflanzen ausgehen. Auch sie spielen eine sehr wichtige Rolle in dem „Lebensraum" eines Tieres.

Ein Beispiel wird uns das am besten klar machen. Man hat in den letzten Jahren viel von dem Heuwurm und dem Sauerwurm gehört. Es sind dies Schädlinge des Weinstockes, welche oft in so kolossalen Mengen auftreten, daß sie in manchen Gegenden einen großen Teil der Weinernte vernichten. Heuwurm und Sauerwurm sind die Raupen von zwei Kleinschmetterlingsarten, den Traubenwicklern (Conchylis ambiguella Hübn. und Polychrosis botrana Schiff), welche wie viele unserer Insekten im Jahre mehrere Generationen hervorbringen. Die Raupen der ersten Generation beider Arten, welche zur Zeit der Blüte des Weinstocks auftreten, werden als Heuwurm bezeichnet; die Raupen der zweiten Generation, ebenfalls beider Arten, welche zu der Zeit fressen und heranwachsen, in welcher die

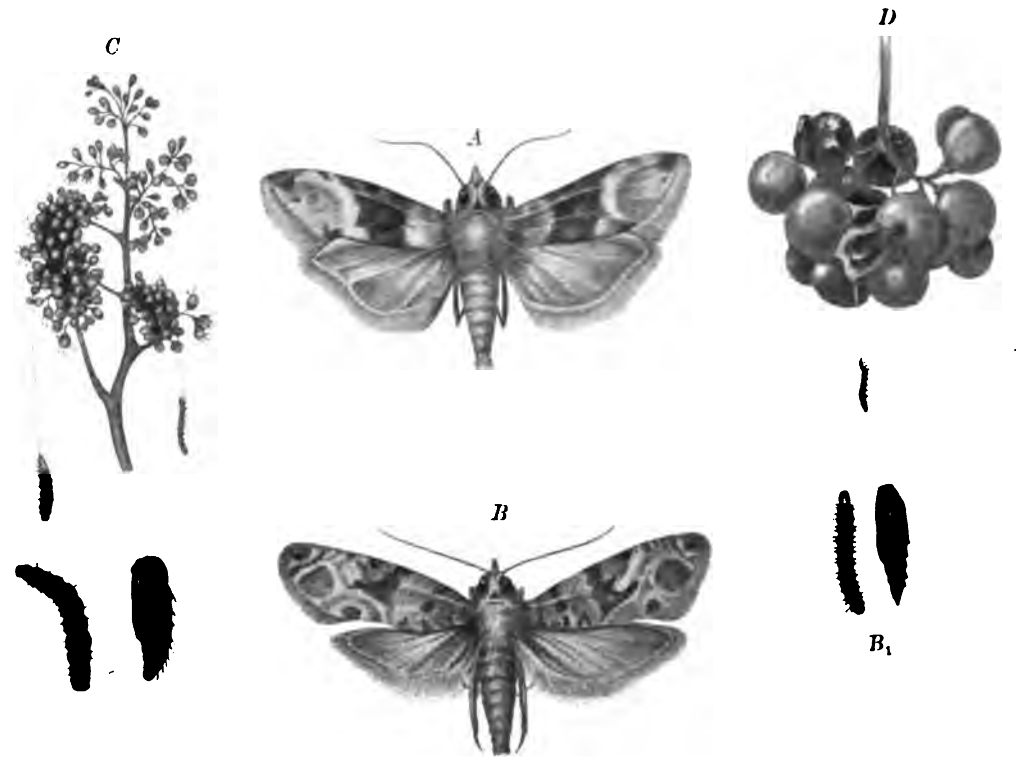


Abb. 1. Traubenwickler und Heu- und Sauerwurm.
A Einbindiger Traubenwickler Conchylis ambiguella Hübn., A_1 dessen Raupe und Puppe, *B* Bekreuzter Traubenwickler Polychrosis botrana Schiff, B_1 dessen Raupe und Puppe, *C* Geschein (Traubenblüte) mit Raupen beider Arten (Sauerwurm), *D* Traube mit Raupen beider Arten (Heuwurm). *A*, A_1, *B*, B_1 10fach vergrößert, *C*, *D* nat. Größe.
Vergrößert nach der Natur im Anschluß an Abbildungen von Schwangart und Griebel.

Trauben sich entwickeln, führen den Namen des Sauerwurms. Also es sind nicht zwei verschiedene Arten von Schädlingen, welche den Namen des Heuwurms und des Sauerwurms führen, sondern die Larven der Frühlings- und der Sommergeneration zweier einander ähnlicher, ähnlich lebender, ähnlich sich entwickelnder und gleich schädlicher Arten werden vom Volk nach den Merkmalen unterschieden, welche für den Winzer am bemerkenswertesten erscheinen. Diese Schädlinge, und zwar sowohl die Raupen als auch die Schmetterlinge, sind in ihrem normalen und abnormen Auftreten gute Beispiele für die Beziehungen einer Tierart zu ihrem „Lebensraum". Zu ihrer Existenz ist ein ziemlich feuchtes gemäßigtes Klima notwendig. Wechsel von Regen und Sonnenschein und ein nicht zu warmes Wetter sind für ihre Entwicklung günstig. Nächstdem ist der wichtigste Faktor ihres „Lebensraumes" das Vorhandensein gut entwickelter Weinstöcke. Deren Gedeihen ist nun wiederum von dem

Klima, von der Beschaffenheit des Untergrundes, von der Lage und Bodenform des Ortes, an dem sie wachsen, abhängig. Damit die Generationen des Schädlings gedeihen können, muß das Klima so beschaffen sein, daß Blütenentwicklung und Fruchtansatz in der richtigen Zeit mit der Entwicklung der Raupen zusammenfallen. Der Weinstock darf aber auch nicht zu sehr durch andere Schädlinge geschädigt sein, um den Raupen eine hinreichend gute Weide zu gewähren. Es dürfen also Pilze, Rebläuse usw. nicht ihrerseits überhand genommen haben. So zeigt sich der Heu- und Sauerwurm in seiner Entwicklung von einer Menge von Faktoren abhängig. Mit den aufgezählten haben wir noch bei weitem nicht alle bekannten Faktoren erschöpft, ganz abgesehen von den unbekannten. Von den wesentlichen bekannten Faktoren des „Lebensraumes", die auf die Entwicklung des Schädlings einen bedeutsamen Einfluß haben, seien noch folgende erwähnt: Die Eier, Raupen und erwachsenen Schmetterlinge haben eine Menge von tierischen und pflanzlichen Feinden. Von Jugend auf sind sie, wie alle anderen Tiere, durch eine ganze Anzahl von feindlichen Bakterien und Pilzarten bedroht. Im späteren Leben sind es vor allem tierische Feinde, wie räuberische und parasitische Insekten, Raubwespen, Schlupfwespen, Spinnen, dann weiterhin viele insektenfressende Vögel, welche ihnen gefährlich werden. Von dem Gedeihen und der Häufigkeit aller dieser Feinde hängt die Ausbreitung und Vermehrung der Traubenwickler ab, und eine einfache Überlegung genügt, um zu zeigen, daß auch deren „Lebensraum" sich aus einer Menge von Faktoren zusammensetzt, die wiederum auf den „Lebensraum" des Traubenwicklers Einfluß haben müssen. Ich will nur noch einen von diesen Zusammenhängen erwähnen. Je weniger Raubvögel und Eierräuber es in einer Gegend gibt, je besser die Singvögel geschützt und mit guten Nistgelegenheiten gehegt werden, um so häufiger werden sie sein, und um so mehr werden sie sich an der Insektenvertilgung beteiligen können. So sehen wir denn einen außerordentlich günstigen Einfluß des Vogelschutzes auf die Entwicklung der Rebschädlinge; in einer Gegend, in welcher der Vogelschutz gut durchgeführt ist, werden Unmengen von Pflanzenfeinden aus der Insektenwelt und damit auch von Rebschädlingen durch die Singvögel vernichtet. Deshalb hat man denn neuerdings sogar begonnen, zwischen den Weinbergen ganze Buschwäldchen anzulegen, welche den insektenvertilgenden Vögeln gute Nistgelegenheit bieten. Wir sehen aus all dem, daß zahlreiche chemische, physikalische, geologische, biologische Faktoren usw. zusammenwirken müssen, wenn, wie im Jahre 1911, für den Weinbau ein guter Jahrgang zustande kommen soll. Es müssen alle günstigen Bedingungen des „Lebensraumes" gefördert sein und zusammenwirken, es müssen alle schädlichen gehemmt sein, damit die Pflanze sich in der vollkommensten Weise entwickeln und ihre Produkte reifen lassen kann. Wir sehen aber auch gleichzeitig, daß der gleiche Faktor, welcher im Lebensraum eines Organismus eine positive Bedeutung hat, im Lebensraum einer anderen Art negativ wirkt: „Wat dem eenen sin Ul is, is dem annern sin Nachtigall".

Dieses Beispiel zeigt uns, wie kompliziert die Einwirkungen sind, denen ein Organismus in der freien Natur ausgesetzt ist. Sie sind viel mannigfaltiger, als wir in den meisten Fällen ahnen.

In jedem Falle können wir also feststellen, daß der „Lebensraum" eines Tieres eine Menge von charakteristischen Eigenschaften besitzt, welche für das Tier günstig oder ungünstig sein können. Untersuchen wir irgendeine Tierart genauer, so entdecken wir bei ihr viele Züge, welche Beziehungen zu den allgemeinen und besonderen Eigenschaften des „Lebensraumes" erkennen lassen. Man hat den Eindruck, als nütze das Tier alle günstigen Eigentümlichkeiten des „Lebensraumes" aus und als kämpfe es gegen die ungünstigen

Wir haben im ersten Band dieses Werkes die großen Stämme des Tierreiches und den Bau der in ihnen zusammengefaßten Tiere kennen gelernt. Wir sahen damals, daß für jeden Tierstamm ein allgemeiner Bauplan charakteristisch ist. Dieser Bauplan stellt einen allgemeinen idealen Typus dar, der nur selten an einem lebenden Tier annähernd verwirklicht ist. Die Eigenschaften der Tiere, welche uns gleichsam ein Schema ihrer Organisation darbieten, nennen wir die „*organisatorischen Eigenschaften*" eines Tieres. Dieselben müssen wir bei jedem Tier mit besonderer Gedankenarbeit suchen, denn in der wirklichen Welt treten uns in den einzelnen Tierarten eine Unmenge von Variationen des idealen Typus entgegen.

Diese Variationen sind nun bedingt durch die Beziehungen der Tierarten zum „Lebensraum". Wenige Beispiele werden genügen, um dies klar zu machen. Die jedem Laien bekanntesten Tiere sind die Wirbeltiere, und es wird daher jedem leicht fallen, sich den idealen Typus des Wirbeltieres vorzustellen, d. h. in Gedanken diejenigen Eigenschaften zusammenzufassen, welche allen Wirbeltieren gemeinsam sind, also z. B. die Unterscheidung von Kopf und Rumpf, der Besitz einer Wirbelsäule, die Art und Lagerung der wichtigsten Organe. Innerhalb des Typus der Wirbeltiere finden wir nun besondere Unterabteilungen in engster Beziehung zum „Lebensraum" ausgebildet; so sind die Fische die charakteristischen Wasserwirbeltiere, die Vögel die vollkommensten Luftwirbeltiere, die Säugetiere in jeder Beziehung geeignet als vorherrschende Landwirbeltiere. Fassen wir eine engere Gruppe ins Auge, so finden wir innerhalb des Typus der Säugetiere die Wale als Wassersäuger, die Fledermäuse als Luftsäuger, die Huftiere, Nagetiere u. a. als charakteristische Landsäugetiere ausgebildet. Und diese Beziehungen können wir bis ins einzelne verfolgen, wie bei den großen Gruppen, so finden wir sie bei den Gattungen und Arten sich wiederholen. Diese Beziehungen werden es sein, welche uns im nachfolgenden vielfach beschäftigen sollen. Ehe wir uns ihnen aber im einzelnen zuwenden, wird es geeignet sein, einige für unsere Erörterungen notwendige Begriffe klar zu umgrenzen.

Daß die Tiere, so wie wir sie in der Natur vorfinden, jeweils in ihren „Lebensraum" hineinpassen, d. h. daß sie in ihm die geeigneten Lebensbedingungen finden, das drücken wir im allgemeinen dadurch aus, daß wir sagen, ein Tier ist an seinen „Lebensraum" angepaßt. Der Begriff *Anpassung* ist in den letzten Jahrzehnten sehr viel erörtert worden und ist ein Schlagwort der Abstammungslehre. Die verschiedensten Theorien über die Abstammung der Organismen bedienen sich des Begriffes der Anpassung, und zwar wird er von den verschiedenen Theorien in verschiedener Weise gedeutet und angewandt. Hier in unserem Buche soll das Wort Anpassung rein beschreibend ohne theoretischen Beigeschmack benützt werden. Es soll die Beziehungen der Art zu ihrem „Lebensraum" ausdrücken. Wenn wir also sagen, daß ein Fisch an das Wasserleben, daß ein Vogel an das Luftleben angepaßt ist, so drücken wir damit nur das Ergebnis einer sehr einfachen Beobachtung aus; wir sagen damit, daß das Tier auf Grund seines Baues, seiner Funktion und seiner Gewohnheiten geeignet oder passend ist, um im Wasser bzw. in der Luft zu leben. Wie das zustande gekommen ist, darüber wollen wir vorläufig gar nichts aussagen.

Untersuchen wir eines der genannten Tiere während des ganzen Verlaufs seiner Lebensgeschichte, so erkennen wir, daß die erwähnten allgemeinen Anpassungen mit dem Tiere geboren werden, oder daß sie sich doch während seines Wachstums bei ihm ausbilden. Alle Individuen der gleichen Art sind im Besitze dieser allgemeinen Anpassungen. Sie gehören zu den Eigenschaften, welche für die Art charakteristisch sind; infolgedessen bezeichnen wir sie auch als „*organisatorische Anpassungen*".

Diese „organisatorischen Anpassungen“ können sich auf alle möglichen Eigenschaften des Organismus beziehen. So werden wir erstens einmal morphologische Anpassungen zu unterscheiden haben. Es sind dies solche, welche sich auf die Körperform, auf die Form der Organe und der sie zusammensetzenden Bestandteile des Körpers beziehen. Es ist z. B. eine morphologische Anpassung, wenn ein Tier, welches im Wasser lebt oder in der Luft zu schweben gewohnt ist, eine Körpergestalt besitzt, welche dies erleichtert oder an seinem Körper als Anhänge Schwebeflächen oder Schwebefortsätze ausgebildet hat. Desgleichen ist in diese Kategorie die kegelförmige Bildung des Körperendes bei einem sandwühlenden Tiere zu rechnen oder der Besitz von Grabbeinen bei in der Erde grabenden Tieren usw. Zweitens unterscheiden wir physiologische Anpassungen. Dieselben können alle Funktionen des Körpers betreffen, also z. B. die Ernährung, die Exkretion, die Bewegungsweise des Tieres usw. So gehört es in das Gebiet der „organisatorischen Anpassungen“, wenn das Essig-Älchen imstande ist, die sämtlichen Bestandteile für seine Ernährung im Essig zu finden, oder wenn ein Parasit in irgendeinem Teile eines anderen Tieres Säfte ausnützt, denen die meisten anderen Tiere ohne weiteres zum Opfer fallen würden. Drittens können die Anpassungen sich aber auf die psychologischen Eigentümlichkeiten der Tiere erstrecken. Wir verstehen unter solchen die Eigenschaften, welche die Handlungen der Tiere verursachen. Es sind zum Teil sehr komplizierte Tätigkeiten, welche die Tiere durchführen, um in ihrem „Lebensraum“ existieren zu können. Vielfach sind diese Handlungen für eine Tierart absolut festgelegt und erfolgen seit Jahrtausenden bei einem Individuum wie bei dem anderen. So sind sie für uns genau unter demselben Gesichtspunkt zu betrachten wie die morphologischen und physiologischen Anpassungen. Ein solche „psychologische“ Anpassung sind z. B. die komplizierten Brutpflegegewohnheiten der Bienen und Wespen.

Die drei Gruppen von „organisatorischen Anpassungen“ bilden stets ein festgefügtes System; sie greifen in sehr vollkommener Weise ineinander. Gestalt und Funktion des Körpers einer Tierart und der einzelnen Organe desselben vereinigen sich mit den Handlungen des Tieres, um das ganze System zweckmäßiger Vorgänge herbeizuführen, welche das Leben des Tieres gewährleisten. Im ersten Bande dieses Werkes wurde ja an sehr vielen Beispielen das Ineinandergreifen von Gestalt und Funktion dargestellt. In den nachfolgenden Kapiteln des Bandes werden sich viele Gelegenheiten zur Erörterung des Zusammenhangs dieser Komponenten mit der Außenwelt und andererseits, man möchte sagen, mit der Innenwelt des Tieres ergeben.

Der naive Mensch fühlt sich beim Anblick der komplizierten Vorgänge im Leben eines Tieres unwillkürlich dazu gedrängt, dem Tier ein Innenleben zuzuschreiben, welches er mit seinem eigenen Seelenleben vergleicht. Indem man die Handlungen der Tiere beschreibt, vergleicht man sie mit den Handlungen des Menschen; von diesem Vergleich ist ein kleiner Schritt zu der Annahme, daß bei Tieren und Menschen ähnliche Ursachen die Handlungen bedingen. Wie man beim Menschen als Grundlage der Handlungen das Wirken einer Seele annimmt, so postuliert man als parallele Erscheinung das Vorhandensein einer „Tierseele“.

Der Gelehrte kann auf einem anderen Wege eventuell zu einem ganz ähnlichen Resultat kommen wie der naive Naturbetrachter. Wenn er auf dem Boden der Abstammungslehre steht und damit die enge Blutsverwandtschaft zwischen Menschen und Tieren annimmt, so wird er einer solchen Annahme durchaus geneigt sein; denn wenn der Mensch mit den Tieren blutsverwandt ist, wenn er aus denselben Elementen gebaut ist und an ihm dieselben Vorgänge sich abspielen, warum sollte er zu seinen Handlungen eines anderen zentralen Faktors bedürfen als die, welche mit ihm gleiche Abstammung teilen?

Ein solcher Schluß, der oft gemacht worden ist, entspricht aber nicht den Forderungen exakter Wissenschaft. Wohl kann eine solche Annahme als Theorie wichtige Gesichtspunkte für die fortschreitende Forschung bieten, aber man kann nicht leugnen, daß von vornherein andere Annahmen ebenfalls ein Recht auf Diskussion besitzen.

Wir dürfen uns also im Anfang unserer Darstellung nicht auf eine Theorie festlegen, welche unsern Blick für die Beurteilung des Naturgeschehens trüben könnte. Wir wollen zunächst die Tatsachen kennen lernen, welche das Tierleben darbietet. Erst am Schluß dieses Bandes wollen wir die Theorien erörtern, welche man über das Innenleben der Tiere aufgestellt hat. Mittlerweile wollen wir in unseren Ausdrücken nicht allzu ängstlich sein; wir wollen uns aber merken, daß man nicht von vornherein annehmen darf, daß das Innenleben der Tiere dem des Menschen ähnlich oder gleich sei. Es liegen vielmehr zahlreiche Tatsachen vor, aus denen wir schließen müssen, daß vieles im Innenleben der Tiere von demjenigen des Menschen abweicht. Trotzdem werden wir die Handlungen der Tiere vielfach mit ähnlichen Worten beschreiben, wie wir sie für Handlungen des Menschen verwenden würden. Unsere Sprache ist nicht reich genug, um das ohne schwerfällige Umschreibungen stets vermeiden zu können. Wie sich aber in Wirklichkeit die Tierpsychologie zur Psychologie des Menschen verhält, das wollen wir erst nach der Erörterung des Tatsachenmaterials besprechen.

Beobachten wir das Leben irgendeiner Tierart, so können wir noch weitere Einrichtungen erkennen, welche das Tier vor den Fährnissen seines Lebensraums beschützen, welche aber in charakteristischer Weise von den organisatorischen Anpassungen abweichen. Ein Tier z. B., welches durch viele Feinde verfolgt wird, ist dadurch gezwungen, seine Muskeln zu üben. Es wird dadurch kräftiger und gewandter als seine träger lebenden Artgenossen; ist ein Hecht im Karpfenteich, so bekommen die Karpfen ein festeres besseres Muskelfleisch. Das ist eine Erfahrung, die fast so alt ist wie die, daß der Schmied stärkere Arme hat als der Schneider.

Wie im Bau, so können wir vielfach auch in den Funktionen eine Veränderung erkennen, wenn Tiere veränderten Lebensbedingungen ausgesetzt werden. So wissen wir z. B., daß Tiere sich an Gifte allmählich gewöhnen können, daß sie gegen Parasiten Antikörper (Gegengifte) zu bilden vermögen. Das setzt Änderungen in den Stoffwechselvorgängen des Tierkörpers voraus. Auch auf dem Gebiet der Handlungen finden wir Abänderungen der „normalen" Gewohnheiten der Tiere. So ist z. B. durch Forel nachgewiesen worden, daß Ameisen (Myrmecocystus altisquamis), welche in Algier vorkommen und dort Nester mit sehr weiter Öffnung bauen, nach Versetzung in die Schweiz neue Gewohnheiten annahmen. Zwar anfangs bauten sie genau wie in der Heimat; in dem neuen Wohngebiet fanden sie aber bald neue Feinde, an die sie nicht gewöhnt waren, nämlich andere Ameisenarten: Lasius niger L. und Tetramorium caespitum L. Um ihr Nest vor deren Angriffen zu sichern, verkleinerten sie den Nesteingang immer mehr und verschlossen ihn endlich fast ganz mit Erde.

Die Beispiele, welche wir hier angeführt haben, zeigen uns Abänderungen in den morphologischen, physiologischen und psychologischen Eigenschaften der Art. Diese Abänderungen haben gemeinsam, daß sie zum Ausgleich von Einwirkungen dienen, welche das Individuum schädigen könnten. Sie sind also im Interesse des Individuums erfolgende, zweckmäßige Vorgänge. Damit zeigen sie große Ähnlichkeit mit den früher besprochenen organisatorischen Anpassungen. Während diese aber allen Individuen der gleichen Art gemeinsamer Besitz waren, zeigen die jetzt besprochenen Vorgänge bei den einzelnen Individuen der gleichen Art je nach den Umständen, unter denen sie zur Beobachtung gelangen, bedeutende Verschiedenheiten. Die organisatorischen Anpassungen bedingen, daß jede Tierart in ihrer Ge-

samtheit in ihren normalen Lebensraum hineingepaßt ist; jetzt haben wir aber gesehen, daß auch jedes einzelne Individuum seine Beziehungen zu den schwankenden Bedingungen seines Lebensraums regulieren kann. Daher bezeichnet man diese Form der individuellen Anpassungsfähigkeit als die Fähigkeit zur Regulation, man nennt die sich aus dieser Fähigkeit ergebenden Anpassungen regulatorische Anpassungen. Man denkt bei dieser Bezeichnung an den Regulator der Dampfmaschine, welcher deren Gang entsprechend den Änderungen im Lebensraum der Dampfmaschine, also der Abkühlung oder Erwärmung usw. regelt.

Während also die Fähigkeit zur Regulation eine Grundeigenschaft der Tierarten ist, sind die regulatorischen Anpassungen Besonderheiten des Individuums, welche bei den einzelnen Individuen, ja selbst bei Geschwistern ganz verschieden ausfallen können, je nach den Lebensschicksalen derselben. Wir können das auch so ausdrücken: die regulatorischen Anpassungen werden nicht vererbt, während die organisatorischen Anpassungen natürlich vererbt werden. Die Fähigkeit zur Regulation selbst ist selbstverständlich erblich; der Effekt dieser Fähigkeit bleibt aber auf das Individuum beschränkt. Ja in vielen Fällen ist eine solche regulatorische Anpassung nur in einem Lebensabschnitt eines Tieres vorhanden. Es kommt nicht selten bei dem gleichen Individuum unter veränderten Bedingungen später wieder eine Umregulierung zustande, durch welche das Tier sich den neuen Verhältnissen anpaßt.

Wir wissen aus der Erfahrung, daß regulatorische Anpassungen in der Regel nicht erblich sind: der Sohn des Schmiedes erbt nicht die starken Armmuskeln seines Vaters und wenn er Schneider wird, so bekommt er mit der Zeit die zarten Schneiderarme. Auch die logische Überlegung zeigt uns, daß nicht jede regulatorische Anpassung sich vererben kann; was müßte jeder Organismus ein bizarres Sammelsurium darstellen, wenn jede vorübergehende Anpassung bei den Nachkommen wiederkehren würde. Trotzdem sind viele Forscher der Ansicht, daß langwirkende, viele Generationen hindurch andauernde Einflüsse besonderer Art die Folge haben, daß die durch sie bewirkten regulatorischen Anpassungen schließlich vererbt werden. Das würde also bedeuten, daß regulatorische Anpassungen schließlich sich in organisatorische umwandeln können. Das sei hier nur erwähnt, später am Schlusse dieses Bandes soll auch diese Theorie ausführlich erörtert werden.

Zunächst wird es für uns von Vorteil sein, wenn wir stets scharf zwischen Angepaßtsein (organisatorischen Anpassungen) und Anpassungsvermögen bzw. Regulationsfähigkeit (regulatorischen Anpassungen) unterscheiden. Das erstere ist eine Eigenschaft der Art, das letztere erzeugt Eigenschaften des Individuums.

Die Grenzen der Anpassungsfähigkeit sind bei den einzelnen Organismenarten sehr verschieden: die einen sind in hohem Grad regulationsfähig, die anderen sehr wenig, die einen sind es mehr in morphologischen, die anderen in physiologischen, wieder andere in psychologischen Eigenschaften. Selten ist die Regulationsfähigkeit auf diesen drei Gebieten gleichmäßig ausgebildet.

Wir werden nun in diesem Buch zu besprechen haben, wie Angepaßtsein und Regulationsfähigkeit bei den Tieren zusammenwirken, um ihnen unter den Bedingungen, denen sie während ihres Lebens ausgesetzt sein können, Existenz und Fortpflanzung, Erhaltung des Individuums und Erhaltung der Art zu sichern.

Morphologische Änderungen, Wechsel in den Funktionen und in den Handlungen folgen sich im Leben der Tiere in einer mehr oder weniger gesetzmäßigen Weise. Eine gewisse Reihe derartiger Veränderungen durchläuft jedes Tier in seinem Dasein; sie stellen die Entwicklungsgeschichte eines Tiers im weitesten Sinne des Wortes dar. Um nun den Ab-

lauf der verschiedenen Vorgänge an seinem Körper zu ermöglichen, um sie begünstigende Zustände herbeizuführen, sie störenden Vorgängen auszuweichen, führt jedes Tier in seinem Leben eine Anzahl von Handlungen aus, welche im Leben jedes Individuums mit einer mehr oder minder absoluten Gesetzmäßigkeit aufeinander folgen. Diese Handlungen, welche also jeweils charakteristisch für die Tierart sind, nennen wir deren Lebensgewohnheiten.

Die Lebensgewohnheiten eines einfachen Tieres, wie eines Hydroïdpolypen, bestehen etwa in folgenden, sich aneinander anschließenden Handlungen: die Larve, welche aus dem befruchteten Ei entstanden ist, schwimmt eine Zeitlang im Meerwasser umher, geleitet durch die Reize, welche die Wirkung der umgebenden Welt in ihrem Körper verursacht, also durch Lichtreiz, Schwerkraftreiz usw. Nach einiger Zeit ändert sich die Reizbarkeit des kleinen Organismus; neue Reize werden von bestimmender Wirkung für seine Zukunft. Statt das freie Wasser sucht er nun den Grund auf, heftet sich an Steinen, Algen oder dergleichen an und wächst nun durch eigenartige Vorgänge zu einem festhaftenden, pflanzenähnlichen Stöckchen heran. Die Art und Richtung des Wachstums wird wiederum durch die Kräfte der umgebenden Welt beeinflußt. Die Einzelpolypen des entstandenen Stöckchens entfalten ihre Tentakel und führen mit ihnen Bewegungen aus. Sie fangen mit ihrer Hilfe kleine Organismen ein, von denen sie sich ernähren. Naht ein Feind, so zucken sie zusammen, und ihre Kontraktilität gestattet ihnen, die zarten Teile ihres Körpers vor dessen Nachstellungen in bergenden Schutz zurückzuziehen. Gegen kleine Feinde schützt sie die nesselnde Wirkung ihrer Oberflächenschicht. So wachsen die Polypen allmählich heran, bis sie neue Eier erzeugen, aus denen Individuen sich entwickeln, welche alsbald von neuem den geschilderten Kreislauf der Lebensgewohnheiten beginnen.

Noch komplizierter können die Lebensgewohnheiten einer höheren Tierart, etwa einer Insektenart sein. Sehen wir uns z. B. im Sommer am Ufer eines Süßwassertümpels das Treiben der Libellen an: Da sehen wir in eigenartiger Umklammerung Männchen und Weibchen gemeinsam fliegen. Das Weibchen ist schon befruchtet, aber das Männchen verläßt es nicht auf seinem Fluge, den es unternimmt, um die Eier an geeigneten Orten unterzubringen. Jedesmal, wenn das Paar in seinem gemeinsamen Fluge zur Wasserfläche niederdippt, bringt das Weibchen an einem Teil einer Wasserpflanze ein einzelnes Ei unter. Aus jedem Ei schlüpft nach einiger Zeit eine kleine Larve aus; dieselbe bewegt sich im Wasser umher, flieht und verbirgt sich vor Feinden, schleicht sich in eigenartiger Weise an andre Tiere heran und bemächtigt sich ihrer Beute mit ihren scharfen Mundwerkzeugen, welche sie mit Hilfe eines besonderen Mechanismus weit vorschleudern kann.

Herangewachsen steigt sie im nächsten Sommer aus dem Wasser; aus der leer zurückbleibenden Larvenhaut kriecht die leichtbeschwingte, luftbewohnende Libelle aus. Sie sieht ganz anders aus als ihre wasserbewohnende Larve und hat auch ganz andere Lebensgewohnheiten. Allerdings ein Raubtier ist auch sie; sie schwirrt durch die sonnendurchglänzte Luft und fängt die fliegenden Insekten: Mücken, Schmetterlinge, Netzflügler, was sie erwischt. Wenn die Zeit der Paarung kommt, vereinigen sich wieder Männchen und Weibchen, und wenn die Eier am richtigen Ort untergebracht sind, kann die neue Generation beginnen, in gesetzmäßigem Ablauf die Handlungen zu wiederholen, welche für Art und Geschlecht eigentümlich sind.

Die Existenz des Individuums und der Art ist abhängig davon, daß die richtigen Handlungen im richtigen Moment ausgeführt werden. Man denke nur an den Akt des Aufsuchens und des Verlassens des Wassers.

Genau so, wie wir es in zwei Fällen etwas eingehender geschildert haben, genau so sind alle Tierarten an ihre Umwelt angepaßt und noch dazu vorbereitet, um sich, wenn es nötig wird, noch weiter anzupassen. Die Lebensgewohnheiten der Eltern eines Tieres bringen es mit sich, daß jedes Individuum normalerweise innerhalb einer bestimmt gearteten Umwelt geboren wird. Ein Lufttier kommt an der Luft, ein Wassertier im Wasser zur Welt; es ist vorgesorgt, daß es Nahrung und in seiner hilflosen Jugend Schutz vor Feinden findet. Kaum ist es geboren, so beginnt es sich mit seiner Umwelt in Beziehungen zu setzen. Die Fäden werden geknüpft, welche von da an während des ganzen Lebens das Tier mit seinem Lebensraum verbinden; sie werden zwar manchmal geändert und gelockert, im großen und ganzen bleiben sie dieselben. Jede Änderung an ihnen hat Änderungen in dem Gleichgewichtszustand des Organismus zur Folge, aber auch die Umwelt selbst bleibt von solchen Änderungen nicht unbeeinflußt.

Man kann einen Organismus mit einem modernen Haus vergleichen, in welches von allen Seiten Drähte und Röhren hineingeleitet sind. Die Röhren bringen Gas, Wasser, Wärme ins Haus, die Drähte Kraft, allerhand Nachrichten, Licht usw. Durch die Leitungen steht das Haus mit vielen anderen Häusern und mit wichtigen Faktoren der Außenwelt in Verbindung. Nichts kann sich an einem Haus oder an seinen Leitungen ändern, ohne daß alle anderen Häuser etwas davon verspüren, nichts an den Zentren in der Außenwelt, ohne daß es im Haus wahrnehmbar wird, und nichts an dem Haus, ohne daß eine Rückwirkung auf die Außenwelt sich einstellte.

Genau so ist jedes Tier mit seiner Umwelt verkettet, — verkettet, wie wir jetzt zurückkehrend zu den Betrachtungen, von denen wir ausgingen, sagen können, auf Grund seiner morphologischen, physiologischen und psychologischen Anpassungen. Durch sie ist es mit den unzähligen Faktoren seines Lebensraumes eng verbunden. Erinnern wir uns nun wieder an das Beispiel, welches wir oben S. 2 erörterten, an den Traubenwickler, so fällt es uns leicht, in dessen Lebensraum zwei Hauptgruppen von Faktoren zu unterscheiden, welche auf das Tier einwirken müssen: einerseits die klimatischen Bedingungen, das Licht, die Schwerkraft, der Charakter des Substrats, auf dem das Tier vorkommt usw., also *die unbelebten Faktoren* des Lebensraums, und andrerseits die Pflanzen und Tiere, welche es umgeben und welche Einfluß auf sein Gedeihen haben, also *die belebten Faktoren* seines Lebensraums.

Diese Einteilung ist nicht so künstlich, wie sie auf den ersten Blick erscheint. Beide Gruppen von Faktoren wirken in etwas verschiedener Weise auf die Organismen ein, und die letzeren verhalten sich ihnen gegenüber verschieden. So werden wir diese Einteilung beibehalten und bei unserer Darstellung mit der Schilderung der belebten Faktoren des Lebensraums der Tiere beginnen. Wir setzen diese Kapitel an den Anfang, obwohl sie Probleme betreffen, welche sehr kompliziert und zum geringsten Teil gelöst sind. Indem wir aber mit ihnen beginnen, werden wir den Vorteil haben, von den komplizierteren zu den durchsichtigeren Vorgängen fortzuschreiten, so daß wir an letztere die Darstellung der bis jetzt aufgeklärten allgemeinen Gesetzmäßigkeiten des Tierlebens anschließen können.

Wir werden dabei jeweils die allgemeinen Erscheinungen im Leben der Tiere unter leitenden Gesichtspunkten besprechen, indem wir im Zusammenhang mit den Bedingungen des Lebensraums immer zuerst die *organisatorischen Anpassungen* und im Anschluß an sie die *regulatorischen Anpassungen* schildern.

Erstes Buch

Das Tier und die belebten Elemente seines Lebensraums

1. Kapitel.

Die Lebensgemeinschaften.

Wer die Natur mit aufmerksamen Blicken beobachtet, der ist gewöhnt, in bestimmt gearteten Gegenden bestimmte Tiere und Pflanzen vorzufinden. Man spricht von Pflanzengesellschaften, welche für Örtlichkeiten von besonderer Beschaffenheit charakteristisch sind; ebenso kann man Tiergesellschaften unterscheiden, welche aus Gruppen von Arten gebildet sind, die so mit großer Regelmäßigkeit miteinander verbunden vorkommen. Jeder Insektensammler weiß, daß er da, wo er die kleinen Bockkäfer aus den Gattungen Strangalia und Leptura findet, daß er da auch von Schmetterlingen Lycaenen, Vanessen und Pieriden fangen kann, von Fliegen die Schwebfliegen aus den Gattungen Volucella und Helophilus usw. Er weiß, daß, wo Libellen vorkommen, auch Eintagsfliegen, Stechmücken, Wasserkäfer zu erwarten sind. Der Ornithologe unterscheidet die Feldvögel von den Waldvögeln, der Säugetierkenner die Steppentiere von den Urwaldbewohnern. Jeder von ihnen denkt bei diesen Bezeichnungen jeweils und für jede Gegend an eine ganze Reihe von Tierarten, welche gemeinsam vorkommen und deren gemeinsames Vorkommen durch gewisse Gesetzmäßigkeiten bedingt ist.

Was die Pflanzengesellschaften zusammenfügt, sind natürlich in erster Linie Eigenschaften des Untergrunds, klimatische Faktoren usw., welche auf die einzelnen Pflanzenarten gleichmäßig einwirken und dadurch bedingen, daß an einem gegebenen Orte die einen existieren können, die anderen nicht. Längst schon weiß man aber, daß für viele Pflanzen das Vorkommen anderer Arten, von denen sie irgendwie abhängig sind, Vorbedingung der Existenz ist. Das gleiche gilt für die Tierwelt, und wie die Tiere von anderen Tieren, so sind die Tiere von den Pflanzen und die Pflanzen von den Tieren abhängig. Die nächsten Kapitel werden uns über viele Fälle von solcher Abhängigkeit aufklären. Einstweilen möge es genügen, daran zu erinnern, daß viele Pflanzen in freier Natur nur da vorkommen können, wo die geeigneten Insekten vorhanden sind, um die Befruchtung ihrer Blüten zu vollziehen. Diese Insekten können wiederum nur da bestehen, wo von den Pflanzen ihnen und ihren Larven die richtige Nahrung dargeboten wird. So erkennen wir denn beim genaueren Studium irgendeines kleinen Stückchens der Erdoberfläche, daß die Gemeinschaft der Tiere und Pflanzen, welche es beleben, keine zufällig zusammengewürfelte Gesellschaft darstellt. Uralte Gesetze haben die Bürger eines solchen Gemeinwesens zusammengeführt, uralte Gesetze regeln ihr Zusammenleben.

Diese Gesetze bedingen es auch, daß unter normalen Verhältnissen keine der Tierarten und keine der Pflanzenarten die andere unterdrückt und überwuchert. Jahr für Jahr können wir an der gewohnten Stelle die gleiche Tier- und Pflanzengesellschaft wiederfinden, wenn wir nicht mit roher Hand das Gleichgewicht in ihr stören.

Solche Gemeinschaften von Tieren und Pflanzen beschreibt man als „Lebensgemeinschaften" oder „Biocönosen"; man versteht unter solchen die Gesamtheit der Tiere und

Pflanzen, welche an dem Ort, an welchem sie vorkommen, alle Bedingungen für ihre Entstehung und Erhaltung finden; sie stehen „dauernd miteinander und mit den Lebensbedingungen des betreffenden Orts in Wechselbeziehung, so daß sie der Zahl nach wohl gewissen Schwankungen unterworfen sind, im allgemeinen aber einander stets das Gleichgewicht halten".

Bis zu einem gewissen Grad stellt die Gesamtheit der lebenden Tier- und Pflanzenwelt eine solche Biocönose größten Stiles dar, und diese riesige Biocönose ist aus zahlreichen kleineren Lebensgemeinschaften zusammengesetzt, welche durch tausendfältige Beziehungen untereinander verkettet sind.

So bilden z. B. bei uns zulande die Tiere des Waldes und die Tiere des Feldes je eine Lebensgemeinschaft; aber die im Wald lebenden Raubtiere, welche gelegentlich oder regelmäßig Feldtiere als Beute einfangen, deuten nur eine der zahlreichen Verknüpfungen an, welche beide Lebensgemeinschaften zu einer höheren Einheit verbinden. In analoger Weise ist die so charakteristische Lebensgemeinschaft der Planktontiere mit derjenigen der Bodenbewohner in ständigem Verkehr.

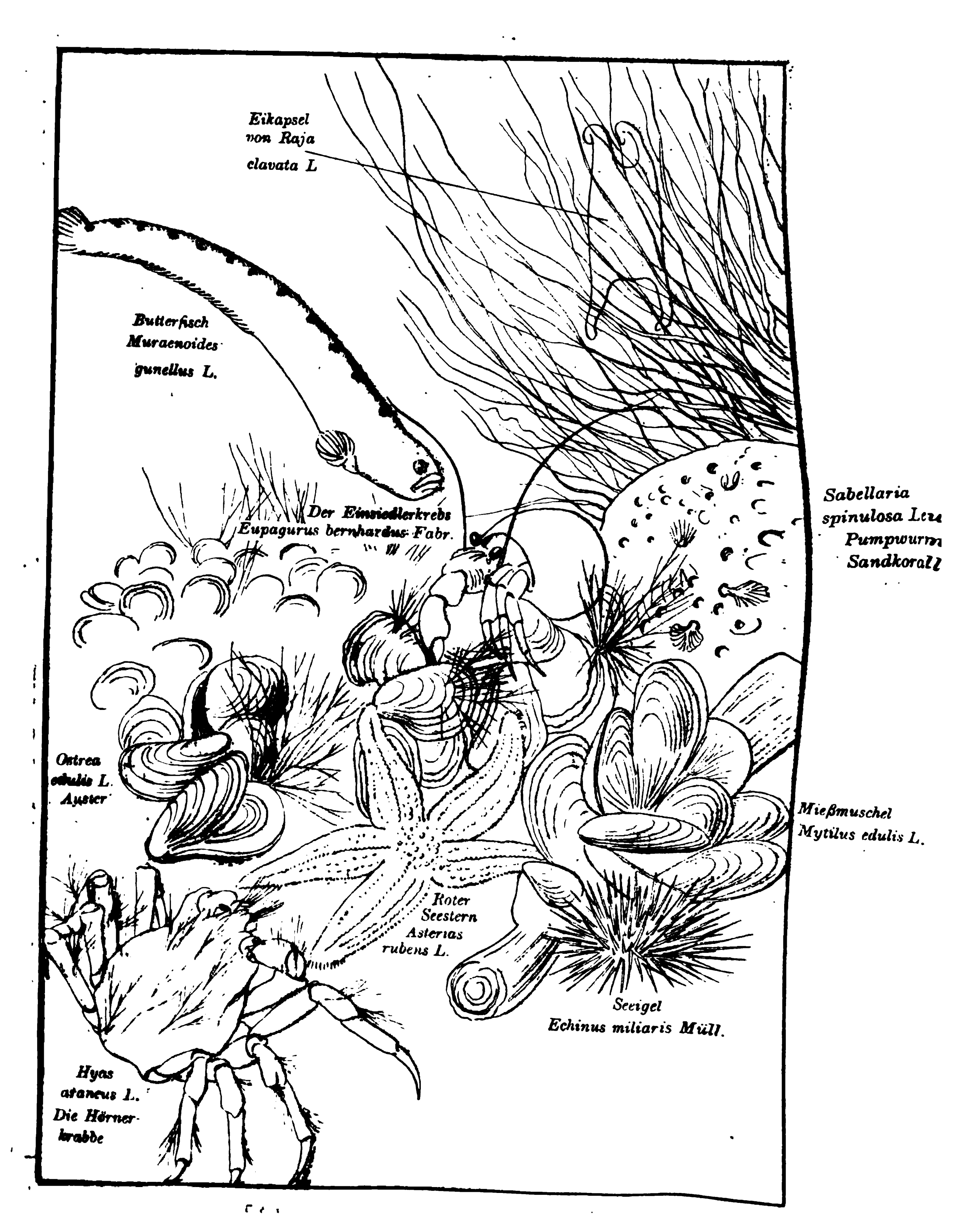
Wie sehr die einzelnen Organismen voneinander abhängig sind, zeigt am besten die etwas eingehendere Analyse einer bestimmten Biocönose. Moebius, welcher den Begriff der Biocönose zuerst aufgestellt und durchgeführt hat, war auf dies wertvolle Hilfsmittel der Betrachtung und Beschreibung durch seine Studien über die schleswig-holsteinischen Austernbänke gekommen. Eine Austernbank ist denn auch ein Musterbeispiel für eine Lebensgemeinschaft im Meere. Moebius konnte feststellen, daß die Austernbänke nur an ganz bestimmten Stellen des Meeres vorkommen, welche durch eine besondere Beschaffenheit des Bodens ausgezeichnet sind, und wo das umgebende Wasser im Laufe der Jahreszeiten bestimmte Temperaturen und einen bestimmten Salzgehalt aufweist. Dort kommt eine Fauna und Flora vor, welche stets aus denselben Arten zusammengesetzt ist.

Der Boden der Austernbänke besteht meist aus mit Schlamm durchsetztem Sand; er ist mit einer Unzahl von toten Austernschalen früherer Generationen bedeckt, auf welchen sich die jungen Austern nach ihrem freischwimmenden Larvenleben festsetzen. Sie wachsen nur auf reinen, schlammfreien Gegenständen am Meeresboden an; daher findet man Austern in unserem schlammreichen Wattenmeer nur an bestimmten Stellen. Sie kommen vor allem in den tieferen Rinnen vor, und die jungen Tiere lassen sich vorwiegend auf lebenden und toten alten Austern nieder, seltener auf Schalen anderer Weichtiere, auf Steinen, Balken, Pfählen, Reisig usw.

Der Salzgehalt des Meerwassers beträgt im Bereich der Austernbänke gegen 3 %; die Temperaturen steigen im Juli und August bis 20—23° C, im Januar und Februar sinken sie auf — 2 bis — 2,4° C.

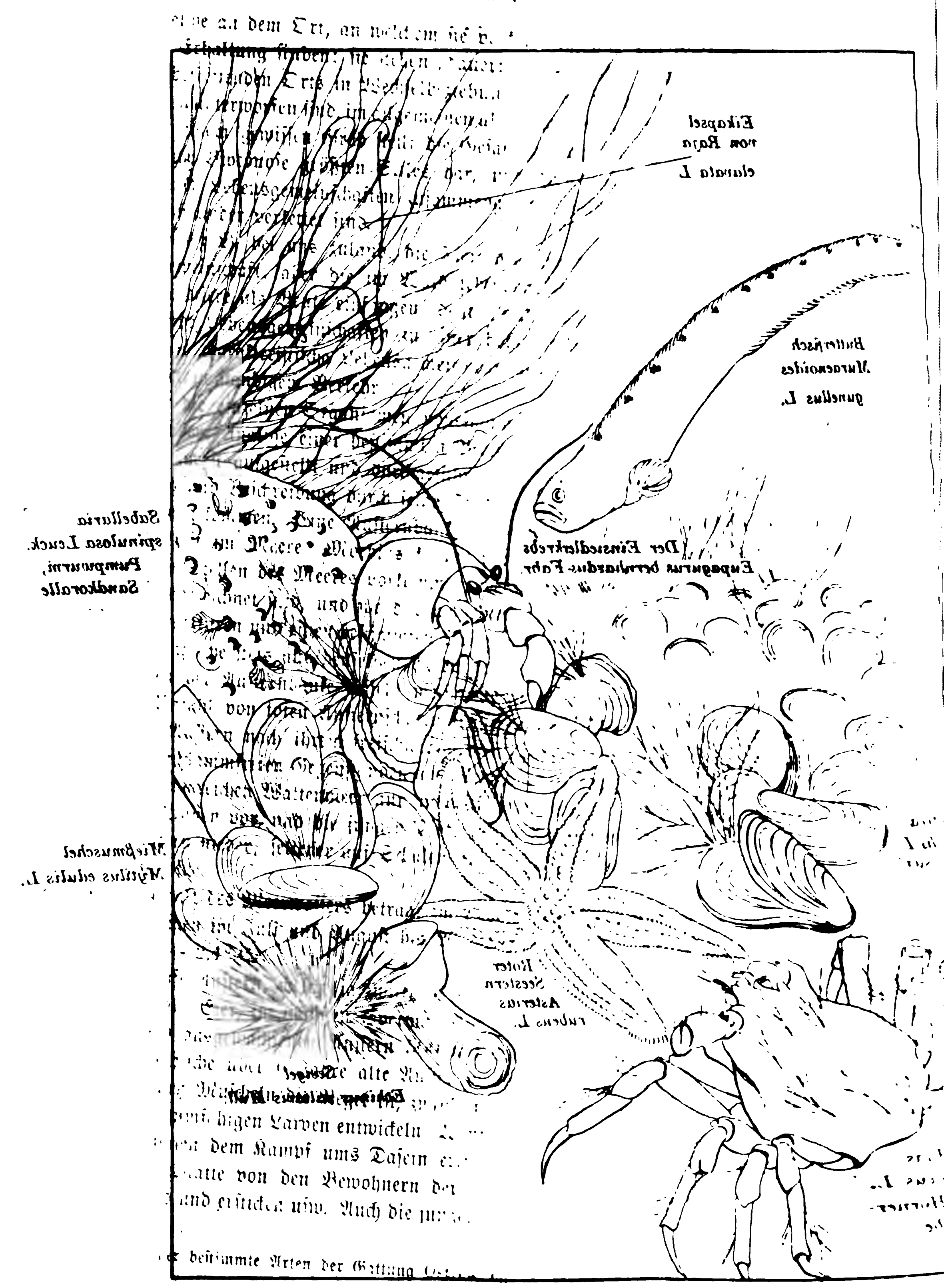
Geschlechtsreife Austern, welche ja zwittrige Tiere[1]) sind, bilden in ihrer Geschlechtsdrüse in einem Jahr Eier, im nächsten Sperma. Auf einer Austernbank findet man in der Regel unter 1000 ausgewachsenen Austern 500 mit Eiern und 500 mit Sperma. Eine ausgewachsene weibliche über 6 Jahre alte Auster produziert über eine Million Eier, die sich, wie das bei den Muscheln die Regel ist, zwischen ihren Mantellappen und Kiemen zu bewimperten, schwimmfähigen Larven entwickeln. Wenn diese ausgeschwärmt sind, so werden die meisten von ihnen dem Kampf ums Dasein erliegen: sie werden vielfach schon in der Nähe ihrer Geburtsstätte von den Bewohnern der Austernbank verzehrt oder geraten in Schlamm und Sand und ersticken usw. Auch die jungen Austern, welche sich auf festen Gegen-

1) Nicht alle, aber bestimmte Arten der Gattung Ostrea, vgl. 1. Band S. 502.



Eikapsel von Raja clavata L
Butterfisch Muraenoides gunellus L.
Der Einsiedlerkrebs Eupagurus bernhardus Fabr.
Sabellaria spinulosa Leu
Pumpwurm
Sandkorall
Ostrea edulis L. Auster
Mießmuschel Mytilus edulis L.
Roter Seestern Asterias rubens L.
Seeigel Echinus miliaris Müll.
Hyas araneus L. Die Hörner-krabbe

Zu Tafel I



Tafel I.



Tierwelt auf einer holsteinischen Austernbank.

ständen aus den festgesetzten Larven entwickeln, haben eine Menge von Feinden, denen sie je nach ihrer Größe zum Opfer fallen können; so vor allem Krebse und Seesterne. Obwohl also 1000 ausgewachsene Austern über 500 Millionen Eier erzeugen, finden sich auf ihre Zahl nur etwa 400—500 halbwüchsige Individuen.

Mit den Austern gemeinsam lebend finden sich an der Küste von Schleswig-Holstein nach Moebius 8 Arten Fische, 17 Weichtiere, 23 Krebse, 1 Meerspinne, 2 Manteltiere, 12 Würmer, 4 Moostiere, 3 Stachelhäuter, 23 Nesseltiere, 2 Schwämme und eine größere Anzahl von Protozoenarten. Von Fischen sind hauptsächlich hervorzuheben: Agonus cataphractus L. der Steinpicker, Muraenoides gunellus L. der Butterfisch und Raja clavata L. der Nagelroche. Die eigentümlichen viereckigen Eikapseln des letzteren finden sich regelmäßig auf den Austerbänken. Von Schnecken ist das Wellhorn (Buccinum undatum L.) ein ganz regelmäßiges Vorkommnis, von Muscheln die Sandmuschel (Mya arenaria L.) und vor allem die Miesmuschel (Mytilus edulis L.). Stets finden sich die Crustaceen: Hyas araneus L. die Hörnerkrabbe, Eupagurus bernhardus Fabr. der Einsiedlerkrebs, häufig Carcinus maenas Leach. der kleine Taschenkrebs, Crangon crangon L. die Granat, Gammarus locusta Fabr. der Flohkrebs. Unter den Borstenwürmern sind der Schuppenwurm (Lepidonotus squamatus L.) und der Sandrollenwurm (Sabellaria spinulosa Leuck.) hervorzuheben; letzterer bildet Röhren, welche auf den Schalen der Austern oft in so dicken Klumpen aufsitzen, daß ihr Gewicht die Netze der Fischer fast zerreißt.

In ähnlicher Weise wird das Gallertmoostier (Alcyonidium gelatinosum L.) oft zu einer schweren Belästigung für die Austernfischerei, da es handlange Kolonien bildet, welche auf den Schalen lebender Austern wachsen. Von Stachelhäutern verdient außer dem kleinen, violett oder grün gefärbten Seeigel (Echinus miliaris Müll.) vor allem der rote Seestern (Asterias rubens L.) Erwähnung; denn er gehört zu den gefährlichsten Feinden der Austern, deren Schalen er öffnet, um das Tier zu verzehren. Daß mit anderen festsitzenden Tieren auch viele Hydroidpolypen und Schwämme die Austernbänke besiedeln, bedarf kaum besonderer Hervorhebung. Doch mag der Bohrschwamm (Cliona celata Grant.) noch besonders erwähnt werden, da er im Innern der Austernschale lebend, dieselbe siebartig durchlöchert und so brüchig macht, daß sie keine Belastung aushalten kann.

Die regelmäßig vorkommenden Protozoen bilden nebst Diatomeen, Algen, Larven der anderen vorkommenden tierischen Mitbewohner der Bank, sowie zahlreichen Tieren des Planktons die Nahrung der Austern. Umgekehrt dienen die Austern selbst im erwachsenen und vor allem im jugendlichen Zustand den Seesternen, Krabben usw. als Nahrung. Die schwärmenden Austernlarven werden wohl von Miesmuscheln, Würmern, Moostieren, Aktinien, Quallen, Hydroidpolypen und allen möglichen anderen Tieren eingeschlürft.

So dienen die einen den andern, und wie außer den äußeren Lebensbedingungen die anderen Bankbewohner wesentlich dazu beitragen, daß die Austern trotz ihrer enormen Keimerzeugung nicht vorherrschen, so halten auch die Austern die Vermehrung ihrer Mitbewohner innerhalb bestimmter Grenzen.

Nicht überall ist die Biocönose einer Austernbank aus den gleichen Organismenarten zusammengesetzt. Die gleiche Austernart wie auf den schleswig-holsteinischen Bänken kommt auch bei Helgoland und auf tieferen Stellen des Bodens der westlichen Nordsee vor. Und von den Austern der drei erwähnten Wohngebiete weiß Moebius folgende bemerkenswerten Beobachtungen zu berichten:

„In jedem der drei Austerngebiete wächst die junge Auster unter anderen eigentümlichen physikalischen und biologischen Lebensverhältnissen auf, ist sie Mitglied einer anderen

Lebensgemeinschaft oder Biocönose, die ihren spezifischen Eigenschaften einen bestimmten anderen Stempel aufdrückt. Die Organe einer Tierspezies, welche sich in einer bestimmten Biocönose in eigentümlicher Weise ausbilden, sind gewissermaßen miteinander verbundene, zusammenarbeitende, äußerst empfindliche Instrumente, welche alle physikalischen und biologischen Einwirkungen gerade dieser Biocönose durch eine besondere morphologische und chemisch-physiologische Ausbildung der Form und Farbe, des Geruchs und Geschmacks und anderer Merkmale der Individuen dauernd anzeigen. Auf den Geschmack und Geruch der Tiere und Pflanzen, welche uns Speisen und Getränke liefern, können äußerlich gering erscheinende biocönotische Eigentümlichkeiten einen sehr wichtigen Einfluß ausüben. Wie sich die feinsten Gewächse einer Weingegend nur in gewissen bevorzugten Lagen ausbilden, während nicht fern davon nur geringere Sorten wachsen, so erlangen die schleswig-holsteinischen Austern den feinsten nußartigen Wohlgeschmack nur auf denjenigen Bänken, wo auch Seehandpolypen (Alcyonium digitatum L.) und Dreikantwürmer (Pomatoceros triqueter L.) gedeihen, Tiere, welche auf den anderen Austernbänken des Wattenmeeres nicht alle ihnen nötigen biocönotischen Lebensbedingungen vereinigt finden."

Wo in der Nordsee der Mensch die Austern intensiv abzufischen beginnt, da ändern sich rasch die Zustände. Die Austern können trotz ihrer Fruchtbarkeit nicht mehr genug Nachkommenschaft erzeugen, um die Lücken in den Beständen zu ergänzen. Mit ihrer Zahl wird auch die mancher anderen Tierformen niedriger, während andere nunmehr begünstigte Formen an Zahl zunehmen. Und so ändert sich oft in kurzer Zeit der Charakter einer Lebensgemeinschaft vollkommen.

Daß die Biocönosen, die Lebensgemeinschaften der Organismen, tatsächlich ein einheitliches Gefüge darstellen, in welchem jedes Glied mit dem andern durch gesetzmäßige Beziehungen verbunden ist, das erkennen wir überhaupt dann am besten, wenn durch äußere Einflüsse eine Störung dieses Gefüges verursacht wird. Solche Störungen hat in unseren Zeiten nicht selten der Mensch herbeigeführt, indem er in ein Gebiet neue Organismen einführte.

Am auffälligsten sind die Folgen der Zucht größerer Haustiere in für sie günstigen Gebieten, in denen sie früher nicht vorkamen. Als Amerika, das Festland von Australien und Neuseeland entdeckt wurden, fehlten den dortigen Eingeborenen noch alle größeren Haustiere der alten Welt: Pferde, Rinder, Schweine, Schafe, Ziegen. Wo diese Tiere eingeführt wurden, vermehrten sie sich vielfach so enorm, daß sie verwilderten. Die Schweine z. B., welche Cook erst etwa im Jahre 1770 in Neuseeland eingeführt hat, waren hundert Jahre später so häufig geworden, daß auf der Nordinsel nach Finsch in der Provinz von Taranaki ein Jäger in einem Tag ihrer fünfzig schießen konnte. Hochstetter gibt an, daß dort drei Männer lebten, welche in weniger als zwei Jahren 25000 der verwilderten Schweine erlegt hatten. Es ist kein Wunder, daß unter solchen Umständen die einheimische Tier- und Pflanzenwelt nicht unbeeinflußt bleiben konnte. Doch gibt es über die Veränderungen auf Neuseeland keine exakten Angaben, wie sie auf einer kleinen Insel wie St. Helena leichter durch Aufzeichnungen festzuhalten waren. St. Helena, das einsame Eiland mitten im Atlantischen Ozean, auf welchem die Engländer Napoleon I. gefangen hielten, ist nur ca. 120 qkm groß und erhebt sich in seinen höchsten Bergen nur bis etwa 700 m. Es wurde etwa im Jahre 1500 entdeckt; 1513 führten die Portugiesen dort die ersten Ziegen ein, welche nach 75 Jahren so zugenommen hatten, daß ihrer Tausende vorhanden waren. Die Folge dieser Zunahme ist in erschreckender Weise an dem Anblick zu erkennen, den heute St. Helena darbietet: während es im sechzehnten Jahrhundert mit hohem, dichtem Wald bedeckt war, ist es

heute kahl, die Felsen sind nackt, hie und da gibt es Stellen, welche an Wüste erinnern. Die Ziegen haben nun allerdings den Wald nicht aufgefressen, aber sie haben sein Wiederaufwachsen verhindert. Indem sie alle Kräuter, Sträuche, Büsche abweideten, die jungen Bäume zerstörten, vernichteten sie das Unterholz und die Pflanzendecke, welche den Humus an den Steilhängen festhielt. Die tropischen Regen wuschen den beweglichen Erdboden weg, und die nackten Felsen blieben stehen. Der Wald verschwand allmählich: 1709 berichtete der Gouverneur, daß es nötig sei, die Ziegen auszurotten, wenn man den Wald erhalten wolle; 1810 meldete ein anderer Gouverneur, daß durch die Tätigkeit der Ziegen der Wald vollkommen vernichtet sei. Mit dem Wald war eine Menge von einheimischen Sträuchern und Kräutern verschwunden, und gleichzeitig mit der Flora war natürlich die Fauna dezimiert worden. Alle jene Insekten z. B., welche in ihren Lebensgewohnheiten vollkommen von einer der betroffenen Pflanzenarten abhängig waren, mußten mit diesen verschwinden. Wiederum mit ihnen im Zusammenhang aber, weil ihnen Nistgelegenheiten fehlten usw., starben die meisten einheimischen Vögel aus. Schneckenarten verschwanden, denen die schattigen und feuchten Schlupfwinkel und wohl auch die Nahrung fehlten. Damit ist eine ganze Anzahl von Organismenarten der genaueren wissenschaftlichen Erforschung entzogen worden, welche niemals wieder vor eines Menschen Auge kommen werden; denn wie alle isolierten ozeanischen Inseln beherbergte St. Helena eine große Anzahl von besonderen Tier- und Pflanzenarten, die nur dort vorkamen. An deren Stelle traten nun Tierarten und Pflanzenformen, welche gut in der Nachbarschaft des Menschen und seiner Haustiere gedeihen. Kurz, an Stelle der alten ist eine vollkommen veränderte Biocönose getreten, in welcher eingeführte Pflanzen (ca. 700 Arten!), alle möglichen importierten Vögel, wie Kanarienvögel, Java-Sperlinge, einige afrikanische Finken, Perlhühner und Rebhühner, ferner Schmetterlinge und andere Insektenarten von weltweiter Verbreitung eine Hauptrolle spielen. Wie es in der alten herrschte, so hat sich auch in der neuen Biocönose nach der Störung unter vielen Kämpfen allmählich wieder ein Gleichgewicht eingestellt, welches aber durch jeden neuen Tier- oder Pflanzenimport gestört werden kann.

In den Ebenen Nord- und Südamerikas hat die Einführung europäischen Viehs den ganzen Charakter des Landes verändert. Wo viel Vieh weidet, ändert sich bekanntlich rasch die Vegetation, auch bei uns zulande. In den Pampas Argentiniens haben sich auf dem vom Weidevieh gedüngten Boden europäische Pflanzen ausgebreitet, unter denen die Artischockendistel und allerhand Unkräuter eine hervorragende Rolle spielen. Mit ihnen treten europäische Tiere auf und verdrängen die ursprüngliche Flora und Fauna der Pampas, so daß viele hundert Quadratmeilen dieser weiten Ebenen einen neuen biocönotischen Charakter angenommen haben. Das ist eine Parallelerscheinung zu einer bekannten Tatsache, die wir jederzeit in unseren Wäldern und Gebirgen feststellen können. Wenn wir mitten im Wald oder in den Bergen auf einer Lichtung eine Menge von Brennesseln, Disteln usw. finden, umschwärmt von zahlreichen Schmetterlingen aus den gewöhnlichen Arten der Gattungen Pieris und Vanessa, so ist dies ein sicheres Anzeichen dafür, daß sich hier einmal vor nicht allzulanger Zeit eine menschliche Siedlung befunden hat. Die hölzerne Sennhütte ist vielleicht gänzlich vermodert, von den Pflanzungen und Arbeiten des Menschen blieb keine Spur, der Naturforscher kann aber die Tatsache der Besiedlung an der Störung der Biocönose der ursprünglich ansässigen Organismenwelt erkennen.

Besonders interessant und in den Einzelheiten wohl bekannt sind die Einflüsse, welche die Einführung der Mungos oder Mangusten auf die Fauna von Ländern bewirkte, in denen ähnliche kleine Raubtiere vorher gefehlt hatten. Herpestes mungo Gm.,

der Mungo, ist ein kleines Raubtier von Mardergröße, ein naher Verwandter des Ichneumon (Abb. 2); die uns hier hauptsächlich interessierende Art kommt in Ostindien vor, verwandte Formen sind in Südasien und Afrika weit verbreitet. Sie alle sind eifrige Vertilger von Ratten, Eidechsen, Schlangen usw. Diese ihre Eigenschaften suchte man z. B. in den Antillen auszunützen, wo die Zuckerrohrkultur zu einer ungeheuren Zunahme der Ratten (Hausratte und Wanderratte) geführt hatte. Auch diese schädlichen Nager waren ursprünglich den Antillen fremd; nach der Einschleppung durch europäische Schiffe hatten sie sich unter den günstigsten Lebensverhältnissen, kaum behindert durch Feinde, dort ausgebreitet. Ja, ihre Feinde waren hie und da gleichzeitig Feinde des Menschen, wie in Martinique, wo die gefürchtete Lanzettschlange sich fast ausschließlich von Ratten ernährt. Es ist ein charakteristisches Beispiel dafür, wie leicht eine Biocönose gestört werden kann, daß in Martinique infolge der Verfolgung der Lanzettschlangen die Ratten so enorm zunahmen, daß man sich ihrer kaum zu erwehren wußte. In Jamaika, wo der Schaden, den sie allein an den Zuckerrohrfeldern anrichteten, jährlich zwei Millionen Mark übertraf, machte man einen Versuch mit der Einführung von Mungos aus Indien. Und zwar wurden neun Stück, vier Männchen und fünf Weibchen im Februar 1872 importiert, wie ich einem Aufsatz von Palmer im Jahrbuch des Ackerbauministeriums der Vereinigten Staaten von Nordamerika entnehme. Sie vermehrten sich sehr rasch und breiteten sich über die ganze Insel, bis ins Gebirge hinein aus. Auch auf anderen Inseln Westindiens, so auf Kuba, Portoriko, Haiti und den kleinen Antillen haben sich eingeführte Mungos gut eingebürgert nnd bilden heute noch Glieder der Fauna des Landes. In Jamaika konnte man bald feststellen, daß die Ratten an Zahl abnahmen, und zehn Jahre nach der Einführung, 1882, betrug der Schaden an den Zuckerrohrfeldern nur mehr 900000 Mark.

Er nahm auch noch weiterhin ab; aber nun zeigte sich, daß die Einführung eines neuen Gliedes in die Fauna des Landes nicht nur Einfluß auf die Tiere hatte, zu deren Verfolgung der Mungo aus Indien geholt worden war. Vielmehr begannen allmählich jene Beziehungen nach allen Richtungen sich zu knüpfen, welche die Einfügung des Mungos in die Biocönose der Organismen von Jamaika anbahnten. Das ging zunächst wieder nicht ohne das Eingreifen des Menschen ab.

Zunächst war der Mungo als nützliches importiertes Tier geschützt und durfte nicht von den Jägern geschossen werden. Als er aber an Zahl enorm zugenommen hatte und die Ratten abnahmen, begann er seine räuberische Tätigkeit auch auf andere Tiere auszudehnen. Er fraß junge Schweine, Ziegen, Lämmer, Katzen, Hunde, die einheimischen Nager (aus der Gattung Capromys), Geflügel, Wild aller Art, am Boden nistende Vögel, Eier, Schlangen, Eidechsen, Frösche, Schildkröteneier, Landkrabben, auch Früchte, wie Bananen, Ananas, Maiskolben, Yamswurzeln und allerhand Obst. Kurz, die Mungos fingen an, unter den gezüchteten Nutztieren und -pflanzen sowie unter der eingeborenen Tierwelt in einer furchtbaren Weise aufzuräumen.

Zwei Jahrzehnte nach der Einführung war der nützliche Mungo zu einer gefürchteten Landplage geworden. Der vorher sehr häufige Nager Capromys brachyurus Tomes war fast ausgerottet! nur in den Bergen hatte er sich erhalten. Die Erdtaube (Columbina passerina L.) und die Bergtaube (Geotrygon montana L.) wurden selten, die Wachtel, welche man früher eingeführt hatte, verschwand fast vollkommen. Eine Sturmschwalbenart (Aestrelata jamaicensis Bauer), welche auf den Bergen von Jamaika nistete, erlag fast vollkommen den Nachstellungen der hungrigen Raubtiere. Fünf harmlose Schlangenarten und 20 Eidechsenarten, die früher häufig gewesen waren, wurden selten. Auch die Seeschildkröten (Chelone

mydas L.), welche an der Nordküste von Jamaika früher in Massen ihre Eier abgelegt hatten, wurden immer weniger angetroffen.

Dagegen waren mit den Mungos andere Tiere häufig geworden, welche früher nur selten vorkamen. Es waren dies vor allem Insekten, die dem Menschen oder den Nutzpflanzen schädlich wurden. Ihre Verfolger, die insektenfressenden Vögel und Reptilien waren ja von den Mungos dezimiert worden. Das gestörte Gleichgewicht in der Natur zeigte sich bald in auffälligster Weise. Eine Schildlaus, eine Zecke, andere Insekten wurden zu schlimmen Schädlingen. Auch aus anderen Gegenden Westindiens wurde berichtet, daß infolge der Dezimierung der insektenfressenden Vögel und Reptilien die größeren Insekten, wie Libellen, Schmetterlinge und Tausendfüßler sich vermehrt hätten; umgekehrt sollten kleinere Insektenarten, die Beute der Libellen und anderer größerer insektenfressender Insekten, abgenommen



Abb. 2. Der Mungo (Herpestes mungo Gm.). Nach T. S. Palmer.

haben. Es zeigte sich also eine starke Störung des Gleichgewichts in der Biocönose, und hie und da erwies sich diese Störung als dem Menschen schädlich oder lästig. Im Jahre 1890 stellte eine Kommission fest, daß der durch die Mungos direkt und indirekt bewirkte Schaden weit größer geworden war als der Nutzen, den sie durch Rattenvertilgung den Zucker- und Kaffeeplantagen leisteten. Man begann sie zu verfolgen, und jetzt ist allmählich das Gleichgewicht in die Biocönose wieder eingekehrt, allerdings in die gegenüber den früheren Zeiten stark veränderte Biocönose. Die beiden Rattenarten und der Mungo sind Bürger des Landes geblieben, aber ihre Zahl hat sich zu mittleren Verhältnissen ausgeglichen; von der früheren Fauna sind viele Formen weniger individuenreich, andere haben zugenommen; auch auf die Zusammensetzung der Pflanzenwelt zeigt sich ein gewisser Einfluß. Doch ist die Biocönose wieder im großen und ganzen zu stabilen Zuständen zurückgekehrt und wird so bleiben, bis wieder eine Störung die gesetzmäßigen Zusammenhänge erschüttert.

Ähnliche Erfahrungen wie in den Antillen hat man mit den Mungos auch in anderen Gegenden der Erde gemacht. So haben sie auf den Hawaischen Inseln eine ganze Anzahl Tierarten, vor allem manche der endemischen Vogelarten verdrängt. Ja, man sah sich dort sogar genötigt, weiteren Import gesetzlich zu verbieten und Prämien auf den Abschuß zu setzen.

Nicht bei allen Tieren und nicht in allen Gegenden gelingt die Einbürgerung in so vollkommener oder besser gesagt übervollkommener Art. Trotz der günstigsten klimatischen und Ernährungsbedingungen fassen eingeführte Tierarten in manchen Gegenden bei aller Förderung nicht festen Fuß. Es gelingt ihnen dann nicht, sich in die Biocönose der vorher vorhandenen Organismen einzudrängen.

Wie das Schicksal eines Organismus in einer Biocönose von dem des anderen abhängt, dafür ließen sich noch viele drastische Beispiele anführen. Man denke nur an folgende: Durch rücksichtsloses Jagen hat man in Labrador das Karibu, das wilde Renntier, fast ausgerottet; mit ihm verschwanden zwei andere Arten lebender Wesen, die von ihm abhängig waren: die Wölfe und die Indianer. Die Rinderpest, in Ostafrika durch die Hausmücke eingeschleppt, raffte Unmengen von Antilopen dahin und vernichtete in vielen Gegenden den Bestand an Büffeln. Löwen und andere Raubtiere verhungerten infolge des Mangels an Nahrung, und das stolze Volk der Masai wurde durch die ausgiebige Störung der „Biocönose" ruiniert.

Darwin beobachtete auf einer Heide in Staffordshire, daß an Stellen, an denen man Fichten anpflanzte, eine ganz neue Bodenflora mit vielen Arten, die sonst in der Heide nicht zur Entwicklung kamen, sich ausbreitete und also gleichzeitig eine Anzahl von Insekten und mehrere insektenfressende Vogelarten sich einstellten, die vorher nicht da gewesen waren. Also es hatte sich eine neue Biocönose gebildet, innerhalb deren die gegenseitige Abhängigkeit der Arten offensichtlich war. Ja, es läßt sich in einzelnen Fällen noch eine weitere Verkettung nachweisen: Darwin fand, daß auf manchen Heiden sich die gleiche neue Biocönose einstellt, wenn man nur ein Stück des Bodens einzäunt. Dann werden Wild und Vieh verhindert, die aus den windverschleppten Samen aufgegangenen jungen Fichten wegzufressen; junger Wald wächst von selbst auf, und mit ihm stellt sich allmählich die neue Biocönose ein. In Nordamerika beobachtet man immer wieder, daß nach einem Waldbrand neue Pflanzen und Tiere in einer von dem früheren Zustand stark abweichenden Kombination die Gegend besiedeln.

Wir können also sagen, daß wir die Eigentümlichkeiten eines Organismus niemals verstehen werden, wenn wir ihn für sich isoliert, losgelöst von seinen natürlichen Existenzbedingungen betrachten. Die Erforschung der Biocönosen ist daher von der größten theoretischen und praktischen Bedeutung. In vielen Fällen ist die praktische Bedeutung schon erkannt worden; so bei zahlreichen Kalamitäten, welche durch tierische Schädlinge herbeigeführt waren. Durch Studium der Biocönosen erkannte man, welche Organismen einem Schädling besonders gefährlich waren, und suchte deren Gedeihen und Vermehrung in der Biocönose zu begünstigen. So verfuhr man bei Kaninchen- und Feldmausplage, bei dem massenhaften Auftreten der Nonne, des Heu- und Sauerwurms und bei allen möglichen anderen Tieren. Aber man hat erst begonnen, die *biologische Bekämpfungsmethode* der Schädlinge einzuführen. Ehe sie für jeden Fall rationell ausgestaltet werden kann, müssen noch sehr eingehende Studien vorausgehen. Ganz neuerdings ist auf ein sehr interessantes Beispiel

hingewiesen worden. In Afrika spielen die Fliegen aus der Gattung Glossina, die Tsetsen, eine sehr verderbliche Rolle. Sie übertragen die Trypanosomen, die Erreger schwerer Krankheiten, wie der Schlafkrankheit, auf Menschen und Tiere. Die Tsetsen trifft man im allgemeinen an buschigen Flußufern und in lichten Waldungen an. Doch ist bisher für ihr Vorkommen keine klare Gesetzmäßigkeit erwiesen. Sie kommen strichweise vor; der Reisende findet sie manchmal in einem abgegrenzten Gürtel der Landschaft, und einige Meilen weiter vermißt er sie, obwohl dort alle klimatischen und sonstigen Eigenschaften des Landes dieselben zu sein scheinen wie in der Tsetsezone. Es ist sehr wahrscheinlich, daß nichts anderes als die Zusammensetzung der Biocönosen an den einzelnen Örtlichkeiten die eigentümliche Verbreitungsart der Tsetsen bedingt.

Auch für die nützlichen Tiere lassen sich höchst wichtige Tatsachen durch das Studium der Lebensgemeinschaften erforschen. Ihre Zahl kann durch die Bekämpfung ihrer Feinde und Förderung der günstigen Momente in der Biocönose sehr stark vermehrt werden. Wie vorsichtig man allerdings dabei zu Werke gehen muß, zeigen die oben angeführten Beispiele.

Das erste Buch dieses Werkes wird nun ganz der Darstellung des Zusammenhangs der Tierarten mit den übrigen Organismen gewidmet sein. Selbsterhaltung und Arterhaltung, Nahrungserwerb und Fortpflanzungstrieb sind die wesentlichen Faktoren im aktiven Leben der Tiere. Die Handlungen der Tiere, welche zur Erzielung der Ernährung und Fortpflanzung ausgeführt werden, haben notwendigerweise Kampf und Verteidigung im Gefolge. So ergibt sich von selbst eine Einteilung des Stoffes in Kapitel, in denen die Ernährungsbiologie, die Kampf- und Schutzanpassungen und die Fortpflanzungsgewohnheiten der Tiere behandelt werden sollen. Letzteren schließen sich natürlicherweise die Genossenschaftsbildungen im Tierreich an.

2. Kapitel.

A. Ernährungsbiologie.

1. Der Nahrungserwerb der Tiere.

Wir kennen keine Tiere, welche imstande sind, ihre organischen Körpersubstanzen aus anorganischer Materie zu bilden. Das können nur die Pflanzen, deren auffälligste Eigenschaft es ist, daß sie aus Kohlensäure, Wasser und anorganischen Salzen organische Verbindungen aufbauen, wobei die zur Synthese notwendige Energie vor allem vom Sonnenlicht geliefert wird. Es sind in erster Linie die grünen Pflanzen, welche jahraus jahrein die ungeheure Masse von eiweißhaltigen Körpern herstellen, welche das Nährmaterial für Milliarden von anderen Organismen bilden.

Auf dem festen Lande sind es fast ausschließlich die Gefäßpflanzen, welche in dieser Weise die Urnahrung für eine Unmenge von tierischen und pflanzlichen Organismen produzieren. Die Hauptmenge von ihnen bedeckt in einer ganz dünnen Schicht die Erdoberfläche. Wald, Busch- und Wiesenland überziehen wie eine Decke den Boden und begleiten das Relief der Erde bis hinab in die Tiefebenen und bis hinauf in die höchsten Gebirge. Nirgends aber entfernen die Pflanzen sich weit vom Erdboden. Wenige Bäume erheben ihre Kronen zu einer Höhe, die 100 m übersteigt, die große Hauptmasse besteht aus viel niedrigeren Pflanzen. So kann man denn sagen, daß es eine ganz dünne Schicht der die Erde umgebenden Atmosphäre ist, welche die Urnahrung für die luftbewohnenden Tiere

liefert. Auch in die Tiefe des Erdbodens dringt die Hauptmasse der lebenden Pflanzen nicht ein. Außer den Wurzeln von Bäumen finden wir wenige Meter unter der Erdoberfläche nur Bodenbakterien als letzte pflanzliche Organismen.

Die in den Pflanzen vorhandene Nahrungsquelle wird von den Tieren in der intensivsten Weise ausgenutzt. Viele Tiere fressen die ganzen Pflanzen, so vor allem Huftiere, Nagetiere, Schnecken und Heuschrecken, zahlreicher sind aber die Formen, welche nur einzelne Teile der Pflanzen zu ihrer Ernährung verwenden. Wie viele Tiere fressen Blätter oder Zweige, Knospen, Blüten oder Früchte, wie viele beschränken sich auf das Holz, auf die Rinde, auf das Mark oder die Wurzeln der Pflanzen! Sie alle zehren von dem Nahrungsschatz, den die Pflanzenwelt aufgespeichert hat, und dienen selbst wieder für eine unendliche Mannigfaltigkeit anderer Tierformen als Nahrung. Hätte nicht die pflanzenfressende Maus ihren Körper aus der Substanz aufgebaut, welche in den Körnern der Pflanzen enthalten war, so müßten die fleischfressenden Katzen und Eulen verhungern. Hätten die vielen Käfer und Käferlarven nicht in den Stämmen der Bäume ausreichende Nahrung gefunden, hätten die Raupen nicht die Blätter abgeweidet, hätten die Bienen und Schmetterliuge nicht die Blumen geplündert, so fänden die zahllosen insektenfressenden Amphibien, Reptilien, Vögel und Säugetiere keine Nahrung. Alles was da raubt, was blutsaugt, was parasitiert, ist in letzter Linie auf Tiere angewiesen, die sich von Pflanzen ernähren. Mag ein Raubtier sich auch selbst von Raubtieren ernähren, diese von Insektenfressern, die gefressenen Insekten wiederum Spinnen oder andere räuberische Gliedertiere fressen, irgendwo langen wir doch immer wieder in dieser Kette der Verknüpfungen bei der Pflanzenwelt an. Es kann gar kein Zweifel darüber herrschen, daß sie bei den landbewohnenden Tieren jedenfalls die Urnahrung darstellt.

Es ist eine der großen Fragen der Biologie, ob das gleiche auch für die marine Tierwelt gilt. Jeder Zoologe wird immer wieder aufs äußerste überrascht, wenn er die ungeheure Fülle von Tierformen, die Massen von Tierindividuen beobachtet, welche das Meer beherbergt. Die Mengen von Seeigeln, Seesternen, von Muscheln und Schnecken, von Seeanemonen, von Krebsen und Fischen, welche ein einziger Netzzug oft heraufbringt, sind so imponierend, daß man sich fragt, wo denn all die Nahrung herkommt, die notwendig ist, um die Leibesmasse all dieser Tiere aufzubauen. Beobachtet man die ungeheuren Scharen von Sardinen, Heringen, Dorschen, Tunfischen, welche eine Fischerflottille in einer Nacht erbeuten kann, mißt man die kolossalen Körper der Wale und der anderen großen Seesäugetiere, so muß man sich die Frage vorlegen, ob diese ungeheure Menge tierischer Substanz denn wirklich zu den geringen Mengen von Meerespflanzen, welche gewöhnlich zur Beobachtung kommen, in einem richtigen Verhältnis steht. Die Tange und Algen, die Seegräser und andere festgewachsenen Meerespflanzen erheben sich selten hoch über die Unterlage. Da nun meist der Grund des Meeres sich nur in der unmittelbaren Nachbarschaft des Landes sanft abdacht und jenseits der Sockel der Kontinente rapid zu den großen Tiefen der Ozeane abstürzt, so ist der Raum, welcher diesen lichtbedürftigen Pflanzen zur Verfügung steht, ein verhältnismäßig geringer. Der Boden in den größeren Meerestiefen befindet sich im Reich der ewigen Nacht. Die Tiefseeexpeditionen haben denn auch aus Tiefen, welche größer als etwa 400 m sind, keine festgewurzelten Meerespflanzen mehr heraufgebracht. Alle Organismen, welche größere Tiefen bewohnen, sind, abgesehen von den Bakterien, Formen mit tierischer Ernährungsweise. Vergleichen wir die ungeheuren Räume des Meeres in ihrer Gesamtheit mit den schmalen vegetationsbedeckten Zonen, welche die Festländer und Inseln begleiten, oder auch hie und da in Form von Bänken

aus den Tiefen des Meeres aufsteigen, so kann uns kein Zweifel darüber sein, daß die hier produzierten Pflanzenkörper unmöglich ausreichen können, um als Ernährungsgrundlage für die riesigen Mengen von Tieren zu dienen, welche die Weiten des Meeres bevölkern.

Den ersten Anstoß zur Erforschung des Problems der Urnahrung der Meerestiere gaben die Untersuchungen Hensens und der Kieler Schule. Diese Untersuchungen lieferten als Hauptergebnis die Feststellung, daß das freie Wasser des Ozeans ganz ungeheure Massen von pflanzlichen Organismen beherbergt. Fischen wir an irgendeiner Stelle des Meeres mit einem feinen Netz aus Müllergaze, so fangen wir stets eine große Menge von kleinen zarten Lebewesen; es sind das alles Formen, welche dauernd im Wasser schweben, die Planktontiere und Planktonpflanzen (Abb. 3 u. 4), von denen wir oft noch zu sprechen haben werden. Die vielen kleinen durchsichtigen Tiere, welche da in ungeheuren Massen das freie Wasser beleben, dienen, man kann wohl sagen, der Mehrzahl der Meerestiere als Nahrung. Große und kleine Tiere ernähren sich von diesem lebendigen Nahrungsbrei, und selbst die Riesen des Ozeans, die Bartenwale, sind zu ihrer Ernährung auf diese kleinen Organismen angewiesen. Den größten Massenbestandteil des Planktons scheinen bei oberflächlicher Prüfung Tiere aus den Gruppen der Crustaceen und Mollusken auszumachen. Unter ihnen und den zahlreichen anderen Planktontieren ist nur ein Bruchteil von räuberischen Gewohnheiten und ernährt sich von anderen Planktonten. Ein sehr großer Teil besteht aus Pflanzenfressern oder aus Formen, welche sich von gemischter pflanzlicher und tierischer Kost erhalten. Wovon ernähren sich aber nun die Pflanzenfresser? Die mikroskopische Untersuchung des Planktons zeigt uns zwischen den zahllosen durch ihre Dimensionen mehr auffallenden Tieren eine Unmenge von zarten und kleinen Pflänzchen. Es sind fast ausschließlich einzellige Pflanzen, um die es sich da handelt. Wir nennen sie Pflanzen und rechnen sie ins Pflanzenreich, weil sie in der Art ihrer Ernährung mit den grünen Pflanzen übereinstimmen. Es sind meist Diatomeen, ferner Oscillarien und außerdem Formen, die auf der Grenze zwischen dem Tier- und Pflanzenreich stehen: Peridineen und Flagellaten. Alle diese Formen sind äußerst feine und zarte Organismen. Sie sind mit Fortsätzen versehen, welche ihnen das Schweben erleichtern, die meisten von ihnen sind überhaupt nicht imstande, sich aktiv zu bewegen und werden willenlos von den Strömungen

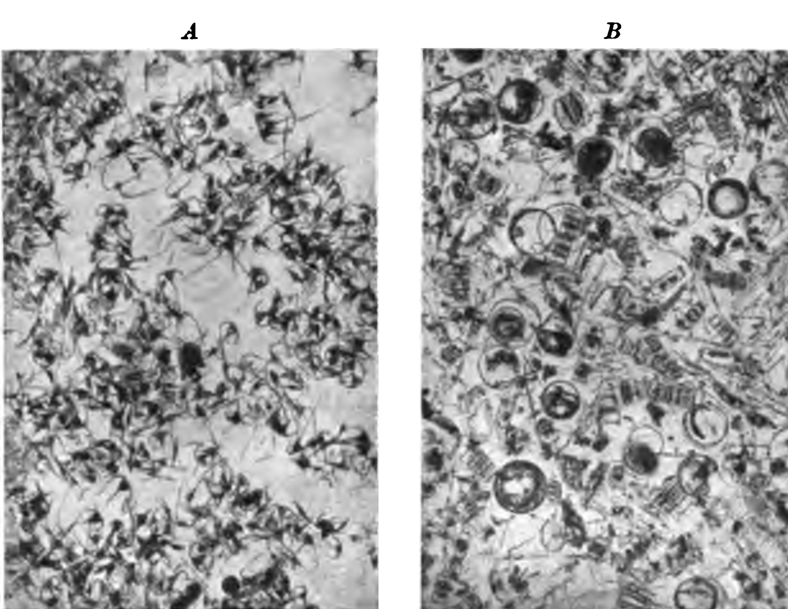


Abb. 3. Mikrophotographien von marinem Plankton (vorwiegend pflanzlich). *A* Peridineen, fast nur Ceratium tripos, *B* Diatomeen, fast nur Coscinodiscus und Biddulphia. Nach Thompson-Kerdman.

dahingetragen. Alle sind sie dadurch ausgezeichnet, daß sie in ihrem Körper grüne oder gelbe Chromatophoren besitzen, durch deren Wirkung im Sonnenlichte organische Substanz aus anorganischen Bestandteilen aufgebaut wird. Sie sind tatsächlich in ungeheuren Massen vorhanden, es müssen ihrer unendlich viele Milliarden sein, welche im Meere schweben. An manchen Stellen und zu manchen Zeiten wird durch ihre Massen das blaue Meerwasser getrübt und seine Farbe in ein undurchsichtiges Grün oder Gelb verwandelt. Ja, es kommt vor, daß der von diesen winzigen Meerespflänzchen ausgeschiedene Schleim die Netze der Fischer verstopft. Hier haben wir also die Urnahrung der Meerestiere vor uns. Die Planktontiere, welche sich von diesem „Phytoplankton" ernähren, werden selbst wieder von anderen Planktontieren gefressen, diese wieder von größeren Formen; Planktontiere werden von Strand- und Bodentieren gefangen, eine unendliche Reihe von Verknüpfungen verbindet die Tiere des freien Wassers mit denjenigen der Küsten und der Tiefsee.

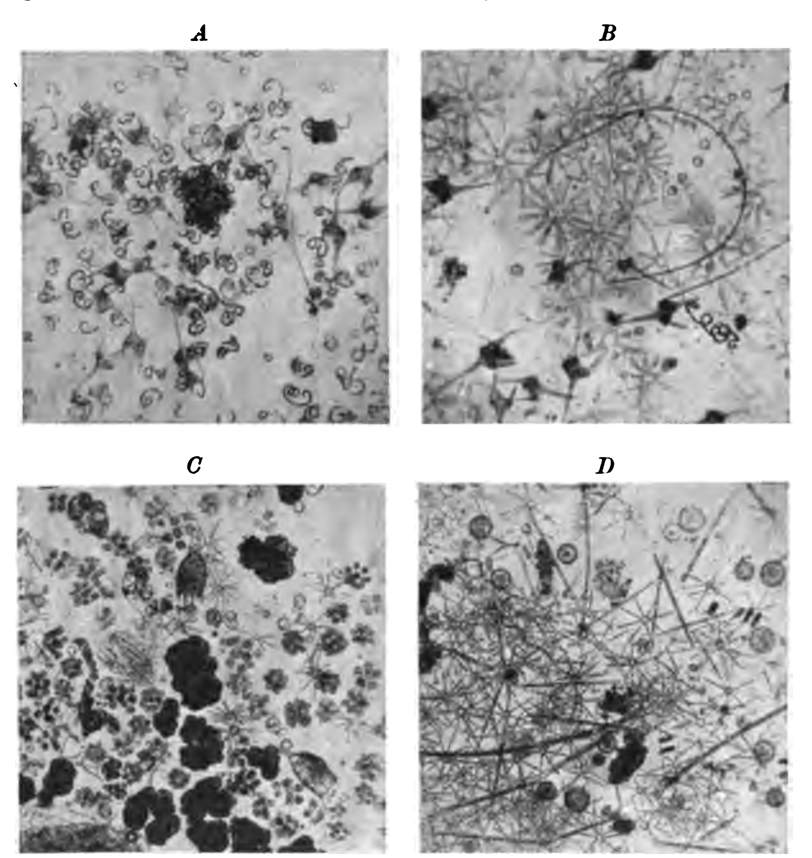


Abb. 4. Mikrophotographien von Plankton aus dänischen Süßwasserseen (vorwiegend pflanzlich).

A enthält: Anabaena flos aquae, Ceratium hirundinella, Notholca longispina; *B* enthält: Oscillatoria rubescens, Stephanodiscus astraea, Ceratium hirundinella, Staurastrum gracile, Asterionella gracillima; *C* enthält: Polycystis flos aquae, Asterionella gracillima, Sphaerocystis Schroeteri, Botryococcus Braunii, ferner einige Tiere (Anuraea cochlearis, Cyclopsnauplie usw.); *D* enthält: Polycistis flos aquae, Cyclotella comta, Stephanodiscus astraea, Asterionella gracillima usw. Nach Wesenberg-Lund.

Da das Sonnenlicht nicht in viel größere Tiefen als 800 m seine chemisch wirksamen Strahlen zu senden vermag, so ist es also auch im Meer eine relativ geringe Schicht, welche die Urnahrung für alle Bewohner des Ozeans produziert. In den großen Tiefen gibt es keinen Pflanzenwuchs, die Tiere, welche dort vorkommen, müssen also alle entweder Räuber sein oder besondere Ernährungsweisen besitzen. Viele von ihnen sind tatsächlich, wie wir sehen werden, gewaltige Raubtiere, und von der untersten Schicht des Pflanzenwachstums bis zum Boden des Meeres ist durch alle Tiefen des freien Wassers eine Schicht von solchen Räubern immer unter die andere geschaltet. Jede frißt von oben weg und wird von unten her selbst weggefressen. Das Plankton liefert aber noch in einer anderen Weise den Tieren der Tiefe

ihre Nahrung. Überall wo Plankton durch elementare Einwirkungen zum Absterben gebracht wird, sinken die Tier- und Pflanzenleichen in die Tiefen, und unten finden sich unendliche Massen von aufgesperrten Mäulern, welche den organischen Regen auffangen, der in sie hineinträufelt. So sehen wir also alle die Tiere des Meeres in irgendeiner Weise mit ihrer Urnahrung verknüpft. Ein geringerer Teil ist abhängig von den ufernahen, festgewachsenen Tangen und Algen, bei weitem der größte Teil ist aber auf das Phytoplankton angewiesen. Im Meere herrschen also genau dieselben gesetzmäßigen Verkettungen, wie wir sie auf dem festen Lande schon lange kennen.

Das ist wenigstens die in der Wissenschaft gegenwärtig herrschende Auffassung. Nun haben sich aber neuerdings Zweifel an dieser Auffassung erhoben. Die Behauptungen, welche diesen Zweifel begründen sollten, sind vielfach sehr lebhaft angegriffen und zum Teil als unrichtig nachgewiesen worden. Da aber die ganze Streitfrage sehr geeignet ist, einen tieferen Einblick in die Anschauungen über den Kreislauf des Stoffes in der organischen Welt zu gewähren, so wollen wir sie doch an dieser Stelle erörtern.

Der Zweifel, ob die von Pflanzen produzierte organische Substanz im Meere für die Masse der dort vorhandenen Tiere als Urnahrung ausreiche, ist von Pütter wieder neu belebt worden. Er hat darauf hingewiesen, daß die zur Erhaltung z. B. eines Schwammes notwendige organische Substanz unmöglich in geformtem Zustand in der Wassermenge enthalten sein könne, welche ein Schwamm durch seinen Körper hindurchfiltriert. Da nach seiner Ansicht bei der Mehrzahl der angeblich planktonisch sich ernährenden Tiere in dem Mageninhalt sich eine allzugeringe Menge von organischen Resten vorfindet, um den berechneten Verbrauch des Tiers zu decken, so hat er eine ganz neue Theorie über die Ernährung der Wassertiere entwickelt. Er weist ganz mit Recht darauf hin, daß in dem Meerwasser eine ganze Anzahl von Stoffen vorhanden sind, welche das Tier bei seiner Ernährung verwenden kann und welche es, wie durch Versuche bewiesen ist, zu seiner Entwicklung auch tatsächlich verwendet. Pütter geht aber in seiner Annahme noch über diese bewiesenen Tatsachen hinaus. Er nimmt an, daß das Meerwasser den Tieren nicht nur anorganische Nährsalze liefert, sondern daß es auch organische Substanzen in gelöster Form enthält, insbesondere Kohlenstoffverbindungen, welche den Analysen bisher entgangen seien. Durch neue von ihm angestellte Analysen will er den Beweis erbringen, daß die im gewöhnlichen Meerwasser enthaltene Menge von Kohlenstoffverbindungen etwa 30 mal so groß ist, als bisher angenommen wurde. Während nach den bisherigen Analysen die vorhandene Menge also nicht genügt haben würde, um das Kohlenstoffbedürfnis im Stoffwechsel der Tiere zu decken, würde nach seinen Angaben die vorhandene Quantität bei weitem genügen. So nimmt er denn an, daß das Meer gleichsam eine ungeheure Menge einer Nährlösung darstellt, in welcher die Meerestiere wie Parasiten leben. Die Hauptmenge der für ihr Leben und Wachsen notwendigen Stoffe würde ihnen in flüssiger Form durch ihr Lebensmedium dargeboten. Und wie die insektenfressenden Pflanzen nur als Zusatz zu ihrer sonstigen Nahrung Fleisch fressen, so seien die Meerestiere nur nebenher auf den Fang von anderen Meerestieren und Meerespflanzen angewiesen.

Gegen diese Püttersche Theorie spricht eine Reihe von gewichtigen Bedenken. Zunächst ist es unverständlich, warum die Meerestiere so komplizierte Fangeinrichtungen, so wohlausgebildete Mägen und Därme besitzen sollten, wenn der Fang und die Verdauung anderer Organismen nicht für sie von vitaler Bedeutung wäre. Ferner ist für viele Formen nachgewiesen, daß sie tatsächlich in großer Menge andere Organismen einfangen und vertilgen, wie wir des öfteren unten zu erörtern haben werden. Und schließlich ist ein sehr gewichtiger

Einwand von seiten der Chemie gegen die Pütterschen Ideen erhoben worden. Seine Analysen sind nämlich als ungenau und falsch nachgewiesen worden. Und damit ist seiner Theorie die wichtigste Grundlage entzogen. Man muß allerdings zugeben, daß, abgesehen von entwicklungsphysiologischen Untersuchungen, bisher der direkten Entnahme von Stoffen aus dem Meerwasser durch die Tiere von der Wissenschaft eine zu geringe Beachtung geschenkt worden ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Wassertiere eine ganze Menge von den ihren Körper aufbauenden Substanzen anorganischer Natur dem umgebenden Meerwasser verdanken, so wie ja auch die Landtiere mit dem Trinkwasser viele wichtige Substanzen aufnehmen. Auch wird wohl kein vernünftiger Mensch bestreiten wollen, daß die Tiere die Fähigkeit haben, aus Lösungen, die reich an organischen Substanzen sind, gelegentlich Nutzen zu ziehen. Es ist oft erprobt worden, daß auch Vögel und Säugetiere, von denen es ja sichergestellt ist, daß sie in der Hauptsache von geformter Nahrung leben, unter experimentellen Bedingungen mit Nährlösungen erhalten werden können. Aber in dem Punkt, der uns hier vor allem interessiert, können wir die Püttersche Theorie jedenfalls vorläufig vernachlässigen. Die organischen Substanzen verdanken die Tiere, so weit bis jetzt beweisende Untersuchungen vorliegen, auch im Meere ausschließlich der Pflanzenwelt. Ja, selbst Pütter sieht sich zu der Annahme genötigt, daß die von ihm angegebenen gelösten organischen Bestandteile des Meerwassers Produkte der Lebenstätigkeit von Algen seien, d. h. daß sie aus dem Körper von solchen Meerespflanzen, in denen sie erzeugt worden sind, durch Diffusion in das Meerwasser gelangt seien. Also wir müssen stets auf die grünen Pflanzen als die Urnahrung der Tiere zurückgehen. Während aber, wie wir sahen, auf dem Lande die Gefäßpflanzen das Hauptkontingent zu diesem Zwecke stellen, sind es im Meere fast ausschließlich niedere Kryptogamen und vor allem ganz kleine einzellige Pflänzchen. Das hat wichtige biologische Unterschiede zur Folge, welche vielfach auf die gesamte Organisation der Tiere einen tiefgehenden Einfluß haben.

Im Meer wie auf dem Lande sehen wir nun die Tiere alle möglichen Nahrungsquellen in der intensivsten Weise ausnützen. Wir sehen, daß die einzelnen Tierarten zur Erreichung dieses Zweckes eine sehr mannigfaltige Ausbildung ihrer Anpassungen und Fähigkeiten aufweisen. Dabei fällt uns vor allen Dingen eine Tatsache auf. Während eine nicht geringe Anzahl von Tieren mit vielseitigen Fähigkeiten ausgestattet sind und sehr verschiedenartige Gelegenheiten zur Erhaltung und Förderung ihres Lebens auszunützen vermögen, stehen ihnen andere gegenüber, welche man direkt als Spezialisten bezeichnen kann. Es sind das Formen, welche auf ganz bestimmte engumgrenzte Lebensbedingungen angewiesen sind, die geringste Abweichung ist für solche Tiere verderblich. So sind manche Formen in ihrer Ernährung vollkommen von einer einzigen Pflanze, ja nicht selten sogar nur von einem bestimmten Teil einer Pflanze abhängig. Gerade derartige Formen müssen uns in den nachfolgenden Abschnitten ganz besonders beschäftigen, da bei ihnen der ganze Habitus und die Organisation oft eine sehr beträchtliche Abweichung vom Typus aufweisen, welche bedingt ist durch die Anpassung zur Erreichung des so einseitig ausgebildeten Lebenszieles.

Ein weiterer Punkt wird bei den Vergleichungen zwischen den einzelnen Tierformen und ihren Anpassungen zum Zwecke des Nahrungserwerbs eine wichtige Rolle spielen. Wir werden sehen, daß die für ein Tier notwendige Nahrungsmenge im allgemeinen durch die Größe seines Körpers bedingt ist, aber von dieser Regel finden sich sehr zahlreiche Abweichungen. Gleich große Tiere können sehr verschiedene Nahrungsmengen verbrauchen je nach der Lebhaftigkeit der Lebensprozesse. Die Nahrungsmenge, welche ein lebhaft bewegliches Tier, z. B. ein Vogel verbraucht, ist ungeheuer viel größer als diejenige, welche ein

festgewachsenes Tier, z. B. ein Schwamm, notwendig hat. Auch ist das Nahrungsbedürfnis vielfach durch die Lebhaftigkeit der jeweils vorherrschenden Lebensprozesse in den verschiedenen Lebensabschnitten eines Tieres ein verschieden großes. So werden wir sehen, daß manche Tiere in dem einen Abschnitt ihres Lebens ein ganz anderes Futter beanspruchen als in dem anderen Abschnitt. Viele Formen speichern während gewisser Zeiten aus dem Nahrungsquantum, welches sie zu sich nehmen, zurückgelegte Reservesubstanzen in ihrem Körper auf, um sie zu anderen Zeiten zu verbrauchen. Alle diese Vorgänge haben interessante Verschiedenheiten in der Organisation der Tiere zur Folge, welche uns in den nachfolgenden Abschnitten wiederholt beschäftigen werden.

2. Pflanzenfressende Tiere.

In fast allen Gruppen des Tierreichs finden sich pflanzenfressende Arten. Überblicken wir die großen Stämme des Tierreichs, so müssen wir feststellen, daß in ihnen pflanzenfressende Tiere und solche, welche ihre organischen Substanzen in indirekter Weise beziehen, ziemlich gleichmäßig verteilt sind. Ja, vielfach kann man sogar feststellen, daß selbst in kleineren Gruppen die verschiedenen Ernährungsmöglichkeiten realisiert sind. Man kann also im großen und ganzen keine Übereinstimmung zwischen der Ernährungsweise der Tiere und dem zoologischen System feststellen. Nur hie und da finden wir Gruppen, in denen die Gesamtheit oder die überwiegende Mehrzahl der Arten die gleiche Ernährungsweise besitzen. Manchmal sind sogar kleinere Gruppen ausgesprochen univor, d. h. sich von einem einzigen Nahrungsmittel ernährend.

Wie ungeheuer groß muß das Quantum von Pflanzensubstanz sein, welches täglich im Wasser und auf dem Lande von den Tieren verzehrt wird! Die Kraft der Vegetation vermag diesem Vertilgungskrieg der Tierwelt gegen die Pflanzenwelt die Wage zu halten. Das ist in der Regel in einem so weitgehenden Maße der Fall, daß wir den Verlust, den die Pflanzenwelt erlitten hat, gar nicht oder kaum bemerken. Nur in manchen Fällen ist die Wirkung so intensiv, daß sie sich der Beobachtung nicht entziehen kann.

In den nordischen Meeren kann man z. B. vielfach zu den Zeiten, in denen sich die ungeheuren Massen von Larven von Echinodermen, Würmern, Mollusken und Fischen entwickeln, eine deutliche Abnahme des pflanzlichen Planktons bemerken. Da alle diese Larven sich vorwiegend von Phytoplankton ernähren, so haben englische Forscher jene Abnahme in direkten Zusammenhang mit ihrer Freßtätigkeit gebracht. Viel auffälliger und klarer sind einige derartige Erscheinungen, welche auf dem festen Lande nicht selten beobachtet werden können. Wenn in den Steppengegenden in Afrika irgendwo die Wanderheuschrecken einfallen, dann ist in kurzer Zeit jeder Halm und jedes Blatt verschwunden. Die Wanderheuschrecken kommen ja in ungeheuren Scharen, es wird angegeben, daß sie wie Wolken die Sonne verfinstern; es müssen also viele Millionen von Individuen sein, welche einen solchen Schwarm bilden. Eine Wanderheuschrecke ist ein stattliches Tier von 8—10 cm Länge, und sie frißt unablässig. Wenn irgendwo ein Schwarm dieser gefräßigen Tiere eingefallen ist, dann verläßt er die Gegend erst wieder, wenn die ganzen nicht allzusehr verholzten Pflanzen und Pflanzenteile weggefressen sind. Wo die Tiere gehaust haben, da ist der Boden mit ihrem Kot bedeckt, eine vorher lachende grüne Landschaft ist in eine wüste Einöde verwandelt. Und ebenso ausgiebige Wirkungen verschulden die Larven der Wanderheuschrecken.

Wir brauchen aber nicht in südliche Gegenden zu wandern, um solche verwüstenden Einflüsse von Tieren auf die Pflanzenwelt zu beobachten. Besonders auffallend sind die

Schädigungen, welche Schmetterlingsraupen von massenhaft vorkommenden Arten an den von uns angebauten Nutzpflanzen anrichten. In unseren heimischen Wäldern haben in den letzten Jahrzehnten wiederholt die Raupen der Nonne (Liparis monacha L.) schreckliche Verwüstungen angerichtet. Schöne grüne Forsten wurden in wenigen Wochen so umgewandelt, daß sie wie Ansammlungen von Besenreisern aussahen (vgl. Abb. 5 u. 6). Die vielen Millionen von Raupen hatten sämtliche Nadeln von den Bäumen abgeweidet, alles was grün war, war verschwunden; näherte man sich einer Waldparzelle, in welcher die Raupen gerade bei der Tätigkeit waren, so hörte man von ferne schon den Kot der Tiere wie einen beständigen Regen herniederrieseln. Die schädliche Wirkung von Raupen auf die Pflanzenwelt ist vor allem deswegen so ausgiebig, weil diese Tiere in sehr unvollkommener Weise ihre Nahrung ausnützen. Sie fressen also viel mehr, als sie brauchen, und ein großer Teil ihres Kots besteht aus unverdauter Pflanzensubstanz.

Besonders junge Pflanzen und frisch gesproßte Pflanzenteile sind der Vertilgung durch Tiere ausgesetzt. So macht z. B. Darwin die interessante Angabe, daß auf einem gut gedüngten Stück Boden von 3 Fuß Länge und 2 Fuß Breite sich 357 Keimpflanzen von Unkräutern entwickelten; von ihnen wurden in kurzer Zeit 295 durch Schnecken und Insekten vernichtet.

Die genannten Fälle zeigen uns auf einen engen Raum zusammengedrängt die Wirkung der Tierwelt auf die Pflanzenwelt. Täglich geschieht dasselbe, was wir da beobachten konnten, in einem noch viel größeren Maßstab, nur ist die verwüstende Tätigkeit in der Regel über weite Flächen gleichmäßig verteilt. Der Pflanzenwelt bleibt dadurch immer Zeit, den von den vereinzelten Tieren jeweils angerichteten Schaden wieder auszugleichen. Es ist gar kein Zweifel, daß die Pflanzenwelt einen ganz anderen Charakter haben würde, daß die einzelnen Pflanzen anders aussehen würden, daß das Mengenverhältnis der die Flora eines Gebietes zusammensetzenden Pflanzen ein ganz anderes sein würde, wenn nicht die unablässige Einwirkung der Tierwelt stattfände. Das können wir sehr schön aus der rapiden Verbreitung entnehmen, welche manche Pflanzenarten erfahren haben, wenn sie in ein Land verpflanzt wurden, in welchem ihre natürlichen Feinde aus dem Tierreich fehlten. Das ist z. B. der Fall gewesen bei der Artischockendistel und zwei anderen Distelarten, die, aus Europa eingeführt, sich in La Plata enorm ausgebreitet haben, wie wir oben, S. 17, schon schilderten. In Britisch-Indien sind Pflanzen, welche erst innerhalb der letzten Jahrhunderte aus Amerika dorthin gebracht worden sind, jetzt von der Südspitze bis zum Himalaya verbreitet. Ähnliches gilt für Hinterindien und China; ja in manchen Gegenden Asiens ist das Dominieren eingeschleppter Pflanzen sogar sehr auffallend: Ich selbst konnte dies bei einem Besuch der Umgebung von Macao beobachten und habe den Eindruck, den diese Erfahrung auf mich machte, in meiner „Ostasienfahrt“ mit folgenden Worten wiedergegeben: „Eine Anpflanzung ist mit Kaktus eingefaßt, am Wege stehen große Aloëstauden, die Rasen der Anlagen sind von der Sinnpflanze (Mimosa pudica L.) überwuchert. Der Chinese, der an mir vorüberfährt, raucht Tabak, der in China gepflanzt ist und fährt in seinem Schubkarren Kartoffeln, die in China gebaut sind. Diese fünf Pflanzen sind nur eine kleine Auswahl aus der Liste von nützlichen und unnützen Gaben, welche Amerika dem Osten gespendet hat.“ Ganz ähnlich haben sich ja die amerikanische Opuntie und Agave in den Mittelmeerländern weit verbreitet, und bei uns in Mitteleuropa sind die Wasserpflanzen Elodea canadensis Rich. u. Mich. und Azolla caroliniana ebenfalls aus Amerika in den letzten Jahrzehnten eingeschleppt worden und haben eine geradezu lästige Verbreitung gewonnen In Java sind weite Gebiete, die ursprünglich von dem Alanggras bewachsen waren, jetzt mit

Lantana mixta bewachsen, einer Pflanze, die erst 1813 von Lady Raffles eingeführt wurde und die ursprüngliche Fauna an vielen Stellen rasch verdrängte. Dieselbe, den Verbenen ähnliche Pflanze, welche aus Westindien stammt, ist auch in Ceylon weit verbreitet,



Abb. 5. Massenhaftes Auftreten von Nonnenschmetterlingen an Fichtenstämmen in Oberbayern. (Phot. Prof. v. Tubeuf.)

wo ich sie selbst mitten im Dschungel in der Nähe von kleinen Ansiedlungen mit anderen tropisch-amerikanischen und afrikanischen in Massen fand. In Nordamerika, Australien, Neuseeland haben sich Hunderte von Arten, die aus Europa eingeführt wurden, weit verbreitet. Unsere gewöhnliche Brunnenkresse hat sich in Neuseeland, wo sie keine Feinde hatte,

so enorm vermehren können, daß sie den Lauf der Flüsse anstaute, und sie wurde erst dann in ihrer Entwicklung gehemmt, als man ihr aus Europa importierte Konkurrenten beigab. Nach Travers kostete es vor Jahren schon 6000 Mark jährlich, um den Fluß Avon bei Christchurch von ihr frei zu halten.

Wollen wir uns ein Bild davon machen, in welchem Maße die Pflanzenwelt von der Tierwelt als Nahrungsquelle ausgenützt wird, so gehen wir am besten von der Betrachtung von Beispielen aus, welche uns die Vielseitigkeit dieser Ausnutzung vor Augen führen. Und zwar werden wir mehr allgemeine Resultate erhalten, wenn wir dabei von den Pflanzenbestandteilen ausgehen, welche den Tieren als Nahrung dienen, als wenn wir die einzelnen Tiergruppen der Reihe nach vornehmen würden. Es wird sich nämlich zeigen, daß die gleiche Ernährung vielfach Tieren aus ganz verschiedenen Gruppen übereinstimmende Eigenschaften aufprägt.

Die niederen Pflanzen, grüne und anders gefärbte Algen, dienen naturgemäß vor allem Wassertieren als Nahrung. Wir haben oben schon erörtert, welchen Anteil an der Gesamternährung der Wassertiere man den planktonischen Diatomeen, Oscillarien und den ganz kleinen schwebenden Pflänzchen zuschreibt. Es gibt aber nicht viele Tiere, welche sich ausschließlich von diesen kleinen Planktonpflanzen ernähren. Wohl kommt es zuzeiten vor, daß das Wasser so sehr von Diatomeen, Peridineen und Oscillarien erfüllt ist, daß fast alle Planktontiere, welche man untersucht, von den Leibern dieser Pflänzchen vollgepfropft sind; aber dieselben Tierarten können zu anderer Zeit ebenso ausschließlich von Tieren sich ernähren. Die meisten von ihnen werden wir daher später mit den eigentlichen Planktonfressern zu erörtern haben, welche als omnivore Tiere zu bezeichnen sind, da für sie die Herkunft ihrer Beute aus dem Tier- oder dem Pflanzenreich keine wesentliche Rolle spielt.

Von den Protozoen wollen wir zunächst nur erwähnen, daß viele von ihnen zeitweise große Mengen gefressener Algen und anderer mikroskopischer Pflanzen enthalten. In pelagischen Rhizopoden und Flagellaten finden sich oft Diatomeenschalen in dichten Klumpen, welche von lebend aufgenommenen Individuen herrühren, aus denen die organische Substanz herausverdaut ist. Man kann dies beobachten bei Radiolarien, Foraminiferen und Peridineen. Es ist jedem Protozoenforscher wohl bekannt, daß gewisse Amöben, Foraminiferen und Flagellaten am besten gezüchtet werden können, nachdem man sich als Nährboden für sie einen Rasen von Diatomeen, Oscillarien, Chlorophyceen usw. herangezüchtet hat. Ich will einige Beispiele anführen: Trichosphaerium Sieboldi Schneider frißt nach Schaudinn Massen von Diatomeen, Cyanophyceen, Algenfäden, daneben allerdings auch Tierkörper. Die eigenartigen Vampyrellen leben ausschließlich von Diatomeen oder Algen; manche Formen scheinen sogar die Tendenz zu haben nur eine bestimmte Algenart als Nahrung aufzusuchen, wie die Vampyrella spirogyrae Cienk. Die Noctiluken sieht man manchmal ganz mit Cyanophyceen angefüllt. Auch für schalentragende Süßwasserrhizopoden ist die Ernährung von mikroskopischen Pflanzen oft beobachtet. Relativ selten sind pflanzenfressende Infusorien; ein charakteristisches Beispiel ist die auffallende Nassula aurea Ehrbg., welche ihre prachtvolle violette Farbe der Verfärbung der von ihr gefressenen Cyanophyceen verdankt. Auch die Chlamydodonten unter den Infusorien fressen fast ausschließlich Diatomeen und Oscillarien, Loxodes frißt nur kleine einzellige Pflanzen. Außer den genannten Formen, welche ausschließlich oder doch zum großen Teil mikroskopische Pflänzchen als Nahrung verwenden, gibt es zahlreiche Protozoen, welche neben andrer Nahrung solche Pflänzchen in größerer oder geringerer Menge aufnehmen. Dasselbe gilt für die Mehrzahl der kleinen vielzelligen

Tiere, welche Diatomeen, Cyanophyceen und einzellige grüne Algen fressen. Zwar gibt es einige, deren Darm man stets mit Algen gefüllt findet, das gilt vor allem für die Cladoceren unter den Krebsen; so wird z. B. von Chydorus sphaericus O. F. M. angegeben, daß er planktonisch nur da vorkommt, wo sich Clathrocystis findet. Aber auch sie und die



Abb. 6. Von Nonnen befressener Fichtenwald in Oberbayern. (Phot. Prof. v. Tubeuf.)

Copepoden sind in der Hauptsache als Omnivore zu bezeichnen. Sie fressen Algen, Bakterien, Infusorien, Rotatorien, vielfach auch den Pollen der Koniferen, der zuzeiten in ungeheuren Massen die Oberfläche der Gewässer bedeckt. Zu gewissen Zeiten des Jahres nehmen aber die Plankton-Copepoden fast ausschließlich und in großen Mengen Diatomeen, Oscillarien, Desmidiaceen usw. auf. In den nordischen Gewässern — es ist dies z. B. genauer an der Küste von England verfolgt worden — findet im Frühling eine starke Vermehrung der

Planktondiatomeen statt. Kurz nach ihrer größten Häufigkeit vermehren sich die diatomeenfressenden Copepoden sehr stark, dann erscheint die copepodenfressende Fischbrut. Da nun die Vermehrung der Diatomeen zum großen Teil von der Sonnenscheindauer abhängt, so haben z. B. Dakin und Allen nachweisen können, daß in verschiedenen Jahren die gefangenen Mengen gewisser Nutzfische, z. B. der Makrelen in einem direkten Verhältnis zur Sonnenscheindauer im vorausgegangenen Vierteljahr stehen. Und das ist bedingt durch die Ernährungsverkettung von Sonnenschein zu Diatomeen und Peridineen, von diesen zu Copepoden, von diesen zu Jungheringen und von diesen schließlich zu den Makrelen.



Abb. 7. Kokosnußräuber (Birgus latro L.) auf eine Sagopalme (Arenga Listeri) kletternd (das obere Tier klettert aufwärts, das untere abwärts.
Nach Photographie von Andrews aufgenommen auf Christmas Island.

Irrtümlicherweise hat man annehmen wollen, daß die Planktonkrebse grüne Algen wohl verschlucken, sie aber nicht verdauen, da man in ihren Därmen den Chlorophyllfarbstoff sich vielfach nicht verfärben sieht. Mit demselben Rechte könnte man bezweifeln, daß die Raupen sich nicht von Pflanzen nährten, da ein großer Teil von deren Darminhalt unverdaut mit unverfärbtem Chlorophyll wieder abgeht.

Um die Daphniden zu züchten, welche gegenwärtig so viel zu Vererbungsexperimenten in Laboratorien gehalten werden, verwendet man Reinkulturen von grünen Algen (Chlorellen usw.), welche sehr gern genommen werden und als Nahrung vollkommen ausreichen. Sogar relativ große Krebstiere wie die spaltfüßigen Krebse (Schizopoden) können sich vorwiegend oder ausschließlich von kleinen planktonischen Pflänzchen ernähren. Gelderd fand in ihrem Darm nur Diatomeen und Algen.

Die größeren Planktonfresser sind fast alle auf gemischte Nahrung angewiesen, und von denjenigen Tieren, welche am Boden die Rasen von Diatomeen und Algen abweiden, sind viele nicht ausschließliche Pflanzenfresser, sondern nehmen gelegentlich kleine Tiere, Teile von Tierleichen und allerhand Detritus auf.

Bemerkenswert ist, daß es unter den Hohltieren kaum einen Pflanzenfresser gibt. Wenden wir uns den Würmern, Stachelhäutern und höheren vielzelligen Tieren unter den Wasserbewohnern zu, so finden wir mehr Beispiele von Pflanzenfressern, zum Teil auch

solche mit besonderen Neigungen. Einzelne Würmer, Schnecken, Krebse, vor allem Asseln, Hohlkrebse und Garneelen leben von Tangen und Algen. Viele kleine Anneliden, ja selbst manche der freilebenden Fadenwürmer (Nematoden) leben von Diatomeen und einzelligen Algen. Bei dem Isopoden Idothea tricuspidata Desm. fand Möbius in der Ostsee den Magen stets mit Pflanzenresten gefüllt, doch frißt das Tier auch Krustazeen und Mollusken. Von Gammarus locusta (L.) und Orchestia litorea Mont. ist bekannt, daß sie jedenfalls größere Stücke von Ulven, Seegras, Florideen usw. neben tierischer Nahrung aufnehmen.

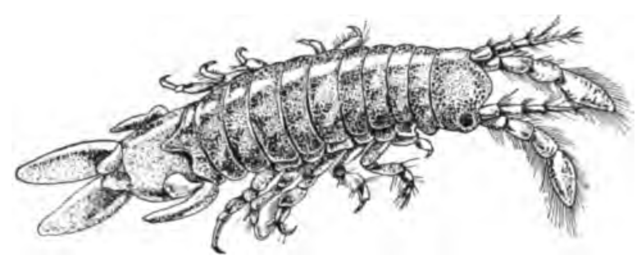


Abb. 8. Chelura terebrans Phil. Nat. Größe 3 mm. (Nach Della Valle, aus Steuer.)

Unter den höheren Krebsen gibt es wenig Pflanzenfresser, obwohl nicht wenige Garneelen gelegentlich Algen fressen, so z. B. Hippolyte varians Leach. Vor allem aufs Land gehende Arten sind offenbar mehr und mehr zur Pflanzennahrung übergegangen. So frißt die Winkerkrabbe (Uca pugilator Bosc.) Algen, wobei sie allerdings feuchten Sand mit verschluckt. Paratelphusa convexa (d. M.) beißt nach Zehntner auf Java die jungen Schößlinge des Zuckerrohres ab. Manche Formen sind ausgesprochene Fruchtfresser; das gilt z. B. für einige Coenobita-Arten, Einsiedlerkrebse, welche ihr schweres Schneckenhaus oft auf großen Ausflügen ins Land hinein mit sich herumschleppen. Sie fressen vor allem die Pandanusfrüchte und ersteigen sogar Bäume, um zu diesen zu gelangen. Der bekannteste Fruchtfresser unter den Krebsen ist Birgus latro (L.), der Kokosnußräuber der Südseeinseln, der auch Pandanusfrüchte, Früchte der Sagopalmen und sogar Kokosnüsse vertilgt. Auch er klettert auf Bäume, wie die nebenstehende Abbildung 7 nach einer Naturphotographie von Andrews zeigt. Der große Krebs, welcher mit ausgestreckten Beinen 30—40 cm Länge erreicht, schält mit Hilfe seiner kräftigen Scheren die Nuß, indem er die faserige Hülle abzieht; dann hämmert er sie an dem stumpfen Ende, an dem sich die „drei Augen" befinden, auf und verzehrt das Innere.

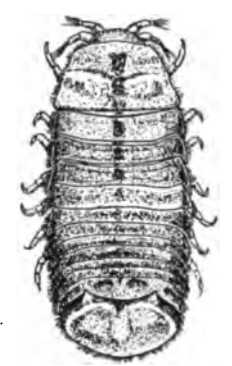


Abb. 9. Limnoria terebrans Leach. Nat. Größe 3 mm. Nach Steuer, Biologisches Skizzenbuch.

Von besonderem Interesse ist die Lebensweise gewisser Krebse aus den Gruppen der Isopoden und Amphipoden, welche in Holz bohren und durch ihre Tätigkeit dem Menschen nicht selten schädlich oder lästig werden. Es sind das Arten der Gattungen Limnoria, Sphaeroma und unter den Amphipoden die ganze Familie der Cheluriden. Vor allem sind Limnoria terebrans Leach (Abb. 8) und Chelura terebrans Phil. (Abb. 9 u. 11) Schädlinge, deren Wirkung oft recht beträchtlich werden kann. Sie durchlöchern mit ihren kreuz und quer verlaufenden Bohrgängen Hafenpfähle, Stämme, die im Wasser liegen, ja selbst Schiffswandungen, so daß das stehenbleibende Holz nur mehr ein Gittergerüst darstellt und dem Anprall der Wogen keinen Widerstand mehr leistet. Durch Darmuntersuchung ist nachgewiesen, daß das Holzmehl tatsächlich gefressen wird und in dichten Massen das Darmlumen erfüllt. Die Nagearbeit wird mit den Mandibeln geleistet; die Gänge sind zylindrisch, ziemlich gerade verlaufend, die Wände glatt. Nahe Verwandte dieser Holzfresser leben in frischen Teilen von Meerespflanzen, so Limnoria segnis Ch., welche in den Wurzelabschnitten der Riesentange (Macrocystis) bohrt.

Hier ist auch der Ort, der Bohrmuschel (Teredo navalis L.) zu gedenken, welche ebenfalls im Holz bohrt und beträchtlichen Schaden anzurichten vermag (Abb. 10).

Unter den Mollusken sind die Tintenfische sämtlich räuberische Tiere, Muscheln nehmen wohl gelegentlich mit anderem Detritus auch kleine Pflanzen auf, unter den Schnecken dagegen gibt es viele Fälle von rein vegetabilischer Ernährung. Und zwar gilt dies sowohl für die Meeresbewohner, als auch für die Süßwasserschnecken, ganz abgesehen von den später zu behandelnden Landschnecken (s. S. 45).



Abb. 10. Holz mit Bohrgängen der Muschel Teredo navalis L. (Orig. Photographie.)

Abb. 11. Holz eines Hafenpfahls mit den Bohrgängen der Assel Limnoria terebrans Leach. (Orig. Photographie.)

Bei Austern, Miesmuscheln und einigen anderen marinen Lamellibranchiern ist nachgewiesen, daß ihr Darminhalt vielfach fast ausschließlich aus Diatomeen zusammengesetzt ist. Dies gilt vor allem für die Auster.

Unter den marinen Schnecken zeichnen sich besonders manche Tektibranchier als Pflanzenfresser aus; so ist bekannt, daß die sog. Meerhasen (Aplysia depilans L. u. Verwandte) die Algen, vor allem den Meersalat (Ulva) abweiden. Stundenlang kann man sie beim Fressen beobachten, wobei sie die Ulvenblätter in kleine Stückchen zerschneiden und in wenig Tagen große Strecken kahlfressen.

Unter den Vorderkiemern sind einige der niederen Formen, besonders Rhipidoglossen, typische Pflanzenfresser; so schaben nach Davis die Napfschnecken (Patella) Fucus, Korallinen, Melobesien, Laminarien und allerhand kleine Algen von den Felsen ab, an denen sie festgesaugt leben. Ähnlich leben Haliotis, Fissurella, Acmaea und die Käferschnecken (Chitonen). Sie alle werden auch gelegentlich tierische Nahrung nicht

verschmähen. Von Littorinen, welche in der Kieler Bucht sich von Tang ernähren, wird angegeben, daß sie an andern Orten omnivor sind. Patellaarten sollen auch im Innern der starken Thallen von Laminaria digitata Lej. Hohlräume ausfressen.

Unter den Fischen gibt es wenig Formen, welche von reiner Pflanzennahrung leben; viele Formen verzehren gelegentlich neben den tierischen Stoffen Pflanzenteile. Bei den wenigsten Stoffen ist aber erwiesen, daß sie diese auch ausnützen. So ist es z. B. bekannt, daß der australische Lungenfisch (Ceratodus forsteri Krefft.) beim Aufsuchen der kleinen Mollusken, von denen er hauptsächlich lebt, große Mengen von Wasserpflanzen verschluckt, die aber unverdaut wieder abgehen (Semon). Die Rotfeder und das Rotauge nehmen



Abb. 12. Massen der Meerechse (Amblyrhynchus cristatus Gray.) der Galapagos-Inseln. (Nach einer Photographie nach dem Leben.)

ziemlich reichlich und regelmäßig Pflanzenkost zu sich; bei den Sardinen wurde an der französischen Küste der Darm nicht selten ganz mit Planktonalgen gefüllt befunden.

Unter den Meeresfischen sind die Scariden Pflanzenvertilger; eine Scarus-Art lebt von Ledertangen; von tropischen Arten der Gattung wird berichtet, daß sie den Algenmantel abweiden, der den Kalk der Korallenriffe überzieht. Der auffallend lange Darm von Box boops Bp. ist nach Rudolphi mit Tang und Seegras angefüllt. Auch die anderen Arten der Gattung Box fressen Seepflanzen.

Von marinen Reptilien leben einige Schildkröten von Tang; so wird das angegeben von der großen Seeschildkröte Chelone mydas Latr. Ganz besonders interessant ist der Nahrungserwerb bei der großen Echse Amblyrhynchus, welche auf den Galapagosinseln in großen Scharen lebt (Abb. 12). Darwin hat die ersten Angaben über die Biologie dieses Tieres gemacht. Amblyrhynchus lebt in der Strandregion und stürzt sich ins Meer um tauchend nach Tangen zu suchen, von denen er sich nährt. Es ist dies gewiß für eine Echse

eine ungewöhnliche Ernährungsweise. Doch werden wir später noch von mehr Reptilien zu berichten haben, welche sich auf dem Lande von Pflanzenkost ernähren.

Ausschließlich von Wasserpflanzen, vorwiegend Tangen und Algen ernähren sich schließlich noch einige große Seesäugetiere, welche heutzutage nur die wärmeren Gegenden des Ozeans bewohnen. Es sind dies die Sirenen oder Seekühe, von denen eine Gattung (Manatus) die tropischen atlantischen Küsten Amerikas und Afrikas, die andere (Halicore) die Gestade des indischen und pazifischen Ozeans bewohnt. Eine vom Menschen ausgerottete Gattung (Rhytina stelleri Cuv.) kam noch vor 150 Jahren in großen Scharen an den Küsten des Behringsmeeres vor. (1741 durch Steller entdeckt, im 18. Jahrhundert fast vollkommen ausgerottet, das letzte Exemplar wurde 1854 gesehen). Von ihr ist sicher festgestellt, daß sie sich ausschließlich von Tangen ernährte, die sie am Boden des Meeres abweidete. Ähnlich lebt Halicore. Manatus lebt aber sehr vielfach im Süßwasser, und dort ernähren sich die Tiere hauptsächlich von Blütenpflanzen, vorwiegend wohl Monokotylen. Hand in Hand mit der steigenden Anpassung an die Pflanzennahrung gehen am Gebiß und am Magen und Darm Veränderungen vor sich. Manatus hat ein Gebiß mit zahlreichen gut ausgebildeten Backenzähnen, welche sich rasch abnützen. Die Abnutzung geht von vorn nach hinten vor sich. Dabei rücken die Zähne im Kiefer langsam nach vorn, und von hinten schieben sich stets neue Ersatzzähne nach. Bei Halicore spielen die früh ausfallenden Zähne beim Kauen keine wesentliche Rolle. An ihrer Stelle funktionieren Hornplatten, von denen die eine am langen abgeschrägten Zwischenkiefer sitzt, während eine zweite, am entsprechenden Teile des Unterkiefers befestigt, sich gegen sie reibt. Bei Rhytina, welche vollkommen zahnlos war, sind diese Reibplatten das einzige Kauorgan (Abb. 13 u. 14). Es ist einleuchtend, daß sie einen wirkungsvollen, widerstandsfähigen Ersatz für Zähne bei Tieren darstellen, deren Nahrung aus Wasserpflanzen besteht, denen oft Sand beigemengt ist, und welche nicht selten kalkige oder kieselige Skeletelemente besitzen.



Abb. 13. Schädel von Rhytina stelleri, der zahnlosen Stellerschen Seekuh. Verkl. 1/6 (nach dem Original des Münchner Museums.)

In diesem Zusammenhange seien auch die pflanzenfressenden Süßwassertiere erwähnt. Von ihnen sind die wichtigsten die Krebstiere, Schnecken und einige Fische. Wieder müssen wir aber hervorheben, daß sie fast alle gelegentlich Fleischnahrung, Detritus u. dgl. aufnehmen.

Es verdient wenigstens Erwähnung, daß sich auch unter der Mikrofauna des Süßwassers Pflanzenfresser finden; so ernähren sich unter den Rädertieren des Süßwassers manche wenigstens zeitweilig von reiner Pflanzenkost. Hydatina senta Ehrenberg läßt sich

mit Euglena viridis Ehrenberg längere Zeit erhalten, Anuraea aculeata Ehrbg. frißt kleine grüne Algen. Übrigens ist von einer Rotatorienart (Notommata Werneckii Ehrbg.) bekannt, daß sie im Innern von Algenzellen eine an Parasitismus erinnernde Lebensweise führt, wodurch sie an den Algenfäden eigenartige Auswüchse, „Gallenbildungen" hervorruft (Abb. 15).

Die Süßwasser-Isopoden, speziell unsere Wasserasseln (Asellus aquaticus L.), sind ausgesprochene Pflanzenfresser. Im Aquarium fressen sie z. B. sehr gerne Kartoffelstücke und allerhand Pflanzenteile. Der gewöhnliche Flohkrebs (Gammarus pulex L.) ist ebenfalls bis zu einem gewissen Grade pflanzenfressend und vertilgt das zarte Parenchyngewebe der in seine Wohngewässer fallenden Blätter, das fein gegitterte Stützgewebe übriglassend.



Abb. 14. Gaumen von Rhytina stelleri mit hornigen Kauplatten. Nach Brandt.

Bei den Asseln ist hervorzuheben, daß auch bei ihnen die auf dem Lande lebenden Formen sich vorwiegend von Pflanzen ernähren, also unsere gewöhnlichen Mauer- und Kellerasseln, welche vielfach Moos, Flechten[1]), Pilze, Schimmel und Pflanzenmulm verzehren. Von Oniscus murarius L. hat Lucas angegeben, daß er in Paris vielfach in den Kellern die Korke von Weinflaschen annagte, eine Ernährungsmethode, die er übrigens mit manchen anderen Tieren teilt, wie wir später bei den rinden- und holzfressenden Formen besonders unter den Käfern sehen werden. So hat Wollaston einen Borkenkäfer beobachtet, der in Madeira das Auslaufen von Weinflaschen verursachte (Xyleborus perforans Woll.). Doch das sei hier nur nebenbei erwähnt.

Die Süßwassermuscheln nehmen im Detritus viel pflanzliche Substanzen auf; von der Flußperlmuschel (Margaritana margaritifera L.) ist nachgewiesen, daß ihr Darm vorwiegend mit pflanzlichen Substanzen erfüllt ist.

Unter den Süßwasserschnecken gibt es zahlreiche Pflanzenfresser; unter ihnen sind die bekanntesten die Schlammschnecke (Limnaea Lmck.) und die Tellerschnecke (Planorbis Gu.). Beide gehören zu den häufigsten Bewohnern unserer Teiche und Seen. Im großen und ganzen werden sie trotz ihres massenhaften Vorkommens den höheren Wasserpflanzen nicht übermäßig gefährlich. Denn sie weiden vor allem von den Steinen, Holzstücken, auch von den Wasserpflanzen selber die Algenüberzüge ab, die auf ihnen wachsen. Jeder Aquariumbesitzer kann beobachten, wie rasch sie die Glaswände der Aquarien vom Algenfilz reinigen, und kann in dem letzteren die zierlichen Spuren beobachten, welche beim Nagen ihre Ra-

1) Für Oniscus murarius L. hat Stahl experimentell festgestellt, daß die meisten Flechten vor intensiver Ausnutzung durch ihn durch besondere Schutzstoffe gesichert sind.

dula hinterläßt; dazu fressen sie abgestorbene und absterbende Blätter. Wie Stahl aber beobachtet hat, machen sich die gefräßigen Tiere, wenn der Algenüberzug erschöpft ist und wenn welke Blätter fehlen „auch an die lebenden Teile der Wasserpflanzen heran, die aber nur ganz allmählich, oft erst nach Tagen zerstört werden". Gertenauer hat beobachtet, daß Limnaea-Arten die Wasserlinsen (Lemna minor L.) in großen Quantitäten vertilgen.

Da die Landschnecken vielfach Orte mit feuchter Atmosphäre bewohnen, so kommen sie auch in die Lage, sich in ähnlicher Weise wie die Süßwasserformen von Algen zu ernähren. Eine Menge von Arten, bei uns sowohl wie in den feuchten Gebieten der Tropen, weiden den Algenüberzug ab, der als grüne Schicht Steine, Baumrinden usw. an feuchten Orten überzieht. So sieht man besonders nach Regen, in Laubholzwäldern eine Menge von Schneckenarten der Gattungen Helix, Buliminus und Clausilia, auch nicht selten unsere Gartenschnecke, Helix hortensis Müller, an glatten Rinden von Buchen, Eschen, Ahorn usw. emporkriechen; sie wollen dann nicht etwa in die Krone des Baumes gelangen, um Blätter zu fressen. Sehen wir genauer zu, so bemerken wir, daß die Rinde der Bäume von einem zarten grünen Überzug bedeckt ist, der von der Grünalge Pleurococcus vulgaris Menegh. gebildet wird. Daß diese die Schnecke angezogen hat, davon überzeugt uns ein Blick auf die von der Schnecke durchwanderte Strecke. Die Spur ist nämlich durch eine Zickzacklinie bezeichnet, welche die Schnecke in den Algenbelag hineingefressen hat; während sie emporstieg, bewegte sie immer ihren Kopf abwechselnd von links nach rechts und umgekehrt und raspelte mit ihrer Zunge die Algen ab.

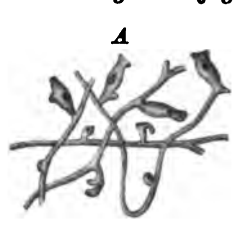




Abb. 15.
Gallen des Rädertiers Notommata werneckii Ehrb. an Vaucheria terrestris. Vergr. 10 mal.
A Fäden der Alge mit mehreren Gallen, *B* Einzelne Gallen mit einem Rädertier und mehreren Eiern desselben im Innern. Vergr. 100 mal.
Nach Balbiani.

Unter den Fischen im Süßwasser ist neben den S. 35 genannten Arten die Nase (Chondrostoma nasus L.) ein Liebhaber der Algen, welche Steine und andre Gegenstände inkrustieren; die Blicke (Blicca björkna L.), die Brachsen (Abramis brama L., A. vimba L.) leben hauptsächlich von Wasserpflanzen, unter denen das Brachsenkraut (Isoëtes lacustris L.) eine besondere Rolle spielen soll.

Unter den luftbewohnenden Tieren werden wir die zahlreichsten Beispiele von ausschließlichen Pflanzenfressern und die interessantesten Fälle von Spezialisierung in der Pflanzennahrung kennen lernen. Wir wollen dabei zunächst nur diejenigen Formen ins Auge fassen, welche sich von grünen Pflanzen ernähren.

Da ist zunächst hervorzuheben, daß auffallend wenig Tiere die landbewohnenden Kryptogamen fressen. Die Moose, Lebermoose und Farne haben relativ wenig Liebhaber. Sie werden zwar von polyphagen Tieren mit anderen Pflanzen aufgefressen, aber es gibt nicht allzuviel Tiere, welche sich wie z. B. manche Schnecken, ausschließlich von ihnen ernähren. Wie selten findet man z. B. auf Farnen und Moosen Raupen oder andere Insekten oder Schnecken. Nur eine relativ geringe Zahl von „Spezialisten" ist an die grünen Kryptogamen des Landes als Nahrungsquelle angepaßt. Immerhin gibt es eine ganze Anzahl von Tieren, welche speziell Flechten als Nahrung bevorzugen oder gar auf sie angewiesen sind. Ich erinnere nur an die Raupen der Flechtenspinner (Lithosiden, z. B. Lithosia complana L. und Setina irrorella Cl.), ferner gewisser Eulen (Bryophila perla F., B. receptricula Hb.) und Spanner, welche Flechten fressen, ohne allerdings ganz exklusive Spezialisten zu sein. Unter den Arthropoden gibt es ferner bei den Milben und den

Springschwänzen (Poduriden) einige Formen, die nur auf Flechten gefunden werden. Ebenso sind die flechtenfressenden Schnecken hier zu nennen sowie die nordischen Huftiere: Ren und Moschusochse, denen die Flechten einen großen Teil der Nahrung darbieten.

Die Pilze sind etwas begehrter. Schnecken, wie vor allem Limax maximus L. fressen Hutpilze, selbst die giftigen Arten der Basidiomyceten (vgl. hierzu unten S. 47); in solchen kommen die Larven von Dipteren und Motten vor; ferner gibt es unter den Landplanarien Formen, die Pilze fressen. Vor allem an faulenden Pilzen finden sich Käfer aus der Gruppe der Staphyliniden und Totengräber (Necrophorus). Besondere Formen sind an das Leben in den unterirdisch lebenden Trüffeln angepaßt; von Käfern findet sich in den Knollen ein kleiner roter Käfer Liodes cinnamomea Panz.; ein schwarzer Mistkäfer Bolboceras gallicum Muls. kommt in der mit den Trüffeln verwandten Hydnocystis arenaria Tul. vor. Ferner kommen in den Trüffeln die Larven verschiedener Fliegenarten vor. Fabre hat sehr reizvoll geschildert, wie diese Tiere alle mit Hilfe ihres Geruchssinnes den unter der Erde verborgenen Pilz zu finden wissen. — In diesem Zusammenhang ist auch hervorzuheben, daß viele Schnecken gewisse Pflanzen erst dann angreifen, wenn diese von Pilzen infiziert sind; so Succinea putris L. die Blätter von Petasites und Huflattich, oder die mehltaubefallene Schafgarbe.

Wir wollen an dieser Stelle nicht von den Formen sprechen, die Pilze gelegentlich mit fauligen Substanzen mitfressen. Auch die Insekten, welche Pilze zu ihrer Nahrung geradezu züchten, sind erst später (S. 66ff.) besprochen.

Die Hauptmenge pflanzlicher Nahrung auf dem festen Lande wird also von den höheren Gefäßpflanzen geliefert. Überblicken wir nun das Heer von Tieren, welches sich auf ihre Kosten ernährt, so fällt es uns auf, daß nur wenige Tiere, wie wir früher schon (S.26) erwähnten, die ganze Pflanze mit all ihren Teilen wahllos fressen, sondern daß vielmehr jede Tierform jeweils nur einzelne Teile des Pflanzenorganismus zur Nahrung benutzt. Ferner müssen wir beachten, daß manche Tiere viele verschiedene Pflanzen auf ihrem Speisezettel vereinigen, während andere nur eine beschränkte Anzahl von Arten oder gar nur eine einzige Pflanze benutzen, so daß ihre Existenz von deren Vorhandensein abhängig ist.

Am meisten werden die weichen, an Protoplasma und Stärke reichen Bestandteile von Pflanzen den Tieren eine erwünschte Nahrung bieten. So finden wir denn auch sehr zahlreiche Tierformen, welche sich von den grünen Pflanzenteilen ernähren, also von den krautartigen Pflanzen und den Blättern der Sträucher und Bäume. Mit ähnlichen Mitteln können die nicht oder schwach verholzten Teile der mono- und dikotylen Kräuter und die jungen Triebe und Blätter der größeren Gewächse von den Pflanzenfressern bewältigt werden. So finden wir denn auch ähnliche Tierformen als Fresser auf diesen Pflanzen und Pflanzenteilen. Und zwar haben wir da zwei Gruppen zu unterscheiden: kleine Tiere und große Tiere. Beide gehen mit ganz verschiedenen Mitteln der Pflanzennahrung zu Leibe. Unter den kleinen Tieren kommen nur Insekten und Mollusken in Betracht. Von den Spinnentieren nähren sich nur Weberknechte (Phalangiden) gelegentlich von pflanzlichen Stoffen. Eine Unmenge von Arten von Heuschrecken und Heuschreckenlarven, Käfern und Käferlarven, Schmetterlingslarven (also Raupen), Hymenopterenlarven und von Schnecken sind in allen Gegenden der Erde mit der Vertilgung grüner Pflanzenteile beschäftigt. Bei den niederen Insekten sind am Abweiden der grünen Pflanzenteile Larven und entwickelte Tiere in gleichem Maße beteiligt; das gilt auch für viele pflanzenfressende Käfer. Bei Schmetterlingen, Fliegen und Hymenopteren sind es nur die Larven, welche in dieser Weise der Pflanzenwelt zusetzen, während die Imagines in oft erheblich abweichender Weise sich ernähren. In den Tropen kommen auch Ameisen als Pflanzenschädlinge in Betracht, aber

wir werden nachher sehen, daß die Zerstörungen, welche Ameisen an Baumblättern vornehmen, eine ganz eigenartige Bedeutung haben.

Wir haben oben schon die pflanzenfressenden Heuschrecken erwähnt und hervorgehoben, daß sie meist alle Teile der befallenen Pflanzen fressen; doch gibt es manche Arten, die wählerischer sind. Von unseren häufigen Arten ist die große grüne Heuschrecke (Locusta viridissima L.) ein Wiesenbewohner, ebenso der Warzenbeißer (Decticus verrucivorus L.), sie fressen zwar vorwiegend andere Insekten, daneben aber saftige Kräuter. Die buntflügelige Schnarrheuschrecke ((Psophus stridulus L.) begnügt sich mit ziemlich harten Pflanzen. Die echten Laubheuschrecken fressen das saftige Laub von Bäumen, Sträuchern und Kräutern: so nährt sich Ephippigera vitium Latr. vom Laub des Weinstocks, Acridium aegypticum L. zieht im Buschwald des Mittelmeergebiets die Blätter der Eichen vor. Viele der südlichen Locustiden leben auf Bäumen und während manche von ihnen nur ganz zarte Blätter annehmen, bevorzugen andere die lederfesten Blätter immergrüner Bäume. Die Blatt- und Stabheuschrecken sind ebenfalls Pflanzenfresser; so findet man das blattnachahmende Phyllium in Ceylon besonders häufig an den Blättern des dort eingeführten Goyavebaums bzw. -strauchs. Die Bacillus nehmen zum Teil mit härterer Kost vorlieb; so findet man in Südeuropa Bacillus Rossii L. häufig auf den harten Büschen von Sarothamnus Scoparius (L.), dem Besenginster, vor allem jedoch auf Cistus monsspeliensis, auf wilden Rosen und Brombeeren. Nach den Untersuchungen von Stahl, auf die wir später ausführlicher zurückkommen, sind viele Heuschrecken imstande, Pflanzen zu bewältigen, welche durch mechanische Schutzmittel vor Feinden mit zarteren Mundwerkzeugen gesichert sind. Dagegen sind sie empfindlich gegen die chemischen Schutzmittel der Pflanzen, die eine gute Verteidigungswaffe gegen sie darstellen. Die experimentellen Grundlagen für diese Angaben wurden an Arten der Heuschreckengattung Stenobothrus gewonnen.

Welche Bedeutung pflanzenfressende Käfer für die Pflanzenwelt haben können, davon hat sich jeder von uns schon eine Vorstellung bilden können, wenn er eine Kastanie oder Eiche erblickte, welche in einem Maikäferjahr von hunderttausend Maikäfern überfallen und kahlgefressen wurde. Ich setze ein paar Sätze von Taschenberg hierher, welche vorzüglich den Eindruck wiedergeben, den ein solcher Maikäferfraß macht. Er spricht von dem Kampf, den man gegen die Maikäfer führt, um die Obstbäume, die Bäume und Sträucher der Gärten und Parke vor ihrer maßlosen Freßgier zu schützen, und fährt etwa folgendermaßen fort: „Der mit alten Eichbäumen bestandene Waldrand oder eine Waldblöße, wo Eichen stehen, sind wiederholt der Ausgangspunkt der Maikäferplage gewesen. Es ist ein trauriger Anblick, die knorrigen Äste und Zweige der alten Riesen laublos in den blauen Himmel starren zu sehen, in einer Zeit, wo ringsum die ganze Natur im jungen Grün erstanden. Es ist aber auch ein ekelerregender Eindruck, welchen das Treiben dieser Überfülle von Käfern hervorruft, zumal wenn bereits an einem sonnigen Nachmittage unter ihnen dasselbe rege Leben herrscht, wie sonst, wenn ihrer nur wenige sind, nur zur Abendzeit. Klumpenweise sitzen sie krabbelnd und sich balgend auf- und übereinander; denn es handelt sich darum, das letzte Grün an dieser Stelle noch für den hungrigen Magen zu erobern .... Dazwischen hört man die schwarzen Kotklümpchen gleich einem Rieselregen herabfallen, und soweit der Schirm des Baumes reicht, bedecken diese den Boden und verbreiten weithin einen übeln Geruch. Sind die Bäume kahl, so geht es an das Eichengebüsch und weiter an die Ahorne, Haseln und was sonst noch vorhanden; denn in solchen Zeiten werden auch solche Laubhölzer in Angriff genommen, die sonst von einzelnen Käfern verschont bleiben."

Ähnliche Verheerungen in unserer einheimischen Pflanzenwelt richten von Blatthornkäfern der Gartenlaubkäfer (Phylloperta horticola L.), in geringerem Maße der Junikäfer (Rhizotrogus solstitialis L.) an. Käfer, welche vorwiegend an krautigen Pflanzen fressen, sind z. B. der Koloradokäfer (Leptinotarsa decemlineata Say.), jener Kartoffelschädling, der in Amerika so ungeheuren Schaden anrichtet und in Europa auch schon einigemal eingeschleppt wurde. Welchen Schaden überhaupt die Verwandten des letztgenannten Käfers, die Chrysomeliden, der Pflanzenwelt zufügen, das zeigt einem z. B. im Alpenvorland jeder Spaziergang zur Frühsommerzeit. In den Flußauen sind die Weiden von Lina populi u. a. Chrysomelen, und zwar oft gleichzeitig von Larven, Puppen und Käfern bedeckt. An den Berghängen sieht man die Lattich- und Pestwurzarten mit großen Löchern in den Blättern; auf ihnen sitzen regungslos die Larven, die mit ihrem schwarzen Körper und weißen Kopffleck genau so aussehen wie ein Tröpfchen Vogelmist. Die Käfer dagegen schimmern in den schönsten Glanzfarben wie Tautropfen oder Edelsteine im Sonnenschein (Chrysomela cacaliae Schrank und verwandte Arten). In unsern Gärten, vor allem in Gemüsegärtnereien verursachen einige kleine Käfer ausgiebigen Schaden, welche wegen ihrer Springfähigkeit als Erdflöhe bezeichnet werden. Es sind das die Arten der Gattung Haltica, welche wie überhaupt die Chrysomeliden schon als Larven an den Blättern und Stengeln der von ihnen befallenen Pflanzen fressen.



Abb. 16. Chrysomela cacaliae Schrank auf den Blättern des Alpendosts (Adenostyles alpina Jaeg.). Oben: zwei der wie Vogelkot aussehenden Larven, unten: ein Käfer. Orig. nach der Natur.

Wir haben da unter den Käfern einige Schädlinge genannt, da deren Freßtätigkeit für den Menschen sich besonders aufdringlich bemerkbar macht. Wie groß ist daneben aber die Zahl der Käfer, welche in geringeren Zahlen vorkommend, auf allen möglichen Pflanzen des Waldes und Feldes ihr Futter finden!

Noch mehr muß ich in der Wahl der Beispiele Beschränkung üben, wenn ich von den blattfressenden Schmetterlingsraupen berichten will. Bei den Schmetterlingen gibt es keine Arten, deren erwachsene Individuen Blätter oder andere grüne Pflanzenteile fressen. Dafür üben aber ihre Larven eine um so ergiebigere Freßtätigkeit aus. Wir müssen uns — um uns das ins Gedächtnis zurückzurufen — nur an ein von Fuchsraupen abgeweidetes Brennnesselgebüsch, an einen von Heckenweißlingraupen kahlgefressenen Weißdorn oder einen von den Raupen des gewöhnlichen Weißlings oder der Kohleule (Mamestra brassicae L.)

aufgefressenen Gemüsegarten erinnern. Es ist nicht notwendig, daß ich hier noch einmal an die Freßschäden erinnere, welche in unsern Wäldern die Raupen der Nonne, des Fichtenspinners, der Föhreneule, des Kiefernspanners usw. anrichten. Wer einmal im Frühsommer in Südeuropa war, wird beobachtet haben, daß die Raupen des Prozessionsspinners dort ebenso an den Nadelhölzern hausen wie unsere Schädlinge bei uns.

Von Schädlingen tropischer Nutzgewächse sei hier auf die auf der Baumwolle vor allem die grünen Teile der jungen Pflanzen abweidendenden Schmetterlingsraupen hingewiesen. Großen Schaden richten in Ägypten Eulenraupen von Arten der Gattung Agrotis (z. B. A. ypsilon Rott.) an, ferner Caradrina-Arten (C. exigua Hb.) und Prodenia littoralis B.

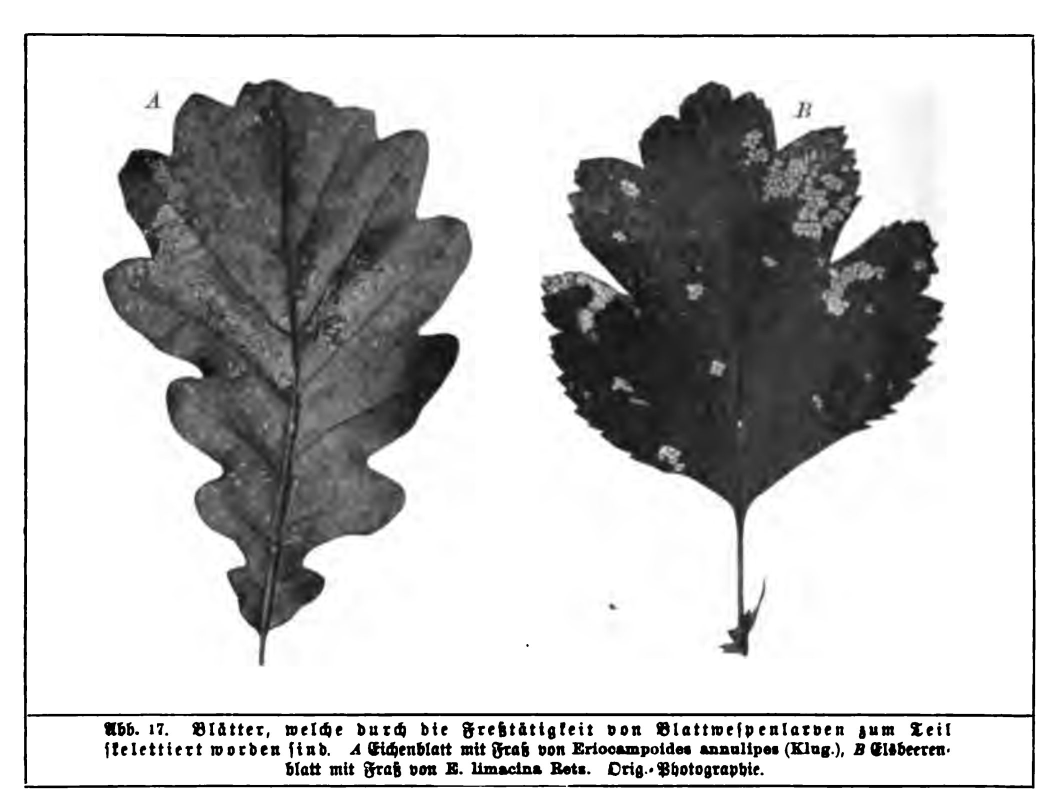


Abb. 17. Blätter, welche durch die Freßtätigkeit von Blattwespenlarven zum Teil skelettiert worden sind. *A* Eichenblatt mit Fraß von Eriocampoides annulipes (Klug.), *B* Elsbeerenblatt mit Fraß von E. limacina Rets. Orig.-Photographie.

Es sind dies meist polyphage Formen, die alle möglichen Pflanzen befallen; die letztgenannte wird aber vor allem dadurch schädlich, daß sie während der Sommermonate ihres Auftretens in Ägypten auf den Feldern außer Baumwolle keine geeignete Nährpflanze findet.

Von blattfressenden Hymenopteren sollen nur die raupenähnlichen oft buntgefärbten Larven der Blattwespen erwähnt werden. Wir finden sie im Wald und in unseren Gärten, wo sie die Blätter der Sträucher benagen, meist in wenig Exemplaren gleichzeitig. Doch gibt es Formen, die wenigstens in der zweiten Generation des Sommers bei uns so massenhaft auftreten, daß sie zu großem Schaden Anlaß geben. Das ist z. B. der Fall bei der Rübenblattwespe (Athalia spinarum Fabr.), deren graugrüne, schwarz längsgestreifte Raupe Rüben, Raps, Kohlarten, Ackersenf und verwandte Pflanzen so stark abfressen, daß an den Stengeln nur mehr die stärkeren Blattrippen übrig bleiben. Nematus ventricosus Kl., die gelbe Stachelbeer-Blattwespe, mißhandelt in ähnlicher Weise unsere Johannisbeer- und Stachelbeersträucher und wird noch besonders dadurch schädlich, daß sie im Jahr bis zu

fünf Generationen erzeugt. Von Fliegen sei der Hessenfliege gedacht, deren Larve oft sehr großen Schaden am Getreide durch Aussaugen der Blätter und grünen Stengelteile anrichtet. Doch nähert sich die Lebensweise dieser Larve schon mehr derjenigen der eigentlichen Gallinsekten; die Hessenfliege (Cecidomyia destructor, Say.) gehört ja zu den Gallfliegen. Auch als Sauger zerstören die Goldaugen (Chlorops taeniopus, Meig.) und die Fritfliege (Oscinis fritt F.) die Roggen-, Weizen- und Gerstenfelder.

Ehe wir die Insekten, welche sich von grünen Pflanzenteilen ernähren, verlassen, sei noch einer Gruppe von eigenartigen kleinen Spezialisten gedacht, welche in besonderer Weise die Pflanzen heimsuchen. Nicht selten sehen wir die Blätter von Kräutern, Bäumen und Sträuchern mit eigenartigen Zeichnungen bedeckt, bei manchen Formen an der Unterseite, bei anderen an der Oberseite, welche eine gewisse Regelmäßigkeit haben, so daß sie geradezu an Ornamente erinnern können. Es sind dies die Fraßgänge von Minierinsekten. Häufig finden wir solche auf Obstbaumblättern. Untersuchen wir sie genauer, so erkennen wir, daß Fraßgänge im Parenchym des Blattes verlaufen, so daß das Epiderm der Ober- und Unterseite vollkommen unverletzt bleibt. Der Gang beginnt ganz dünn und fein, da wo das Mutterinsekt sein Ei mit seinem kurzen, scharfen Legebohrer in das Gewebe des Blatts versenkt hatte, meist wohl an der Mittelrippe; indem er in verschlungenen Linien im Blatt verläuft, wird er entsprechend dem Wachstum seines Verfertigers immer weiter, um schließlich in einem Loch zu endigen, durch welches die Raupe der Miniermotte den Gang verließ, ehe sie sich verpuppte. Dies pflegt sie an der Unterseite des Blattes zu tun, indem sie ihr zartes Cocon parallel der Blattfläche mit Fäden anhängt. Was wir jetzt gerade beschrieben und in Abb. 18 abgebildet vor uns sehen, ist das Werk der Raupe eines winzigen Kleinschmetterlings, einer Miniermotte. In den siebziger Jahren waren einmal die Minen dieser Motte in der Stuttgarter Gegend an Apfel- und Kirschbäumen so häufig, „daß selbst dem Laien die zahllosen Schlangenstreifen auffielen und dieselben von Abergläubigen als Vorboten des nahen Weltendes aufgefaßt wurden.“ In ähnlicher Weise leben die Maden gewisser Fliegenarten (Agromyza affinis Mg. und andere Arten von Agromyza, Phytomyza, Trypeta usw.), deren Miniergänge durch ihre weiße Farbe sich höchst auffällig von der grünen Blattfläche der Gänsedisteln (Sonchus oleraceus Linné) abheben; auch auf den großen Blättern der Klette, des Bärenklau, im gewöhnlichen Löwenzahn (bei diesem Phytomyza albiceps Mg.) usw. finden sich häufig solche Minen. Die weiße Farbe, in der die Gänge leuchten, ist durch folgende Vorgänge bedingt: Die Made nimmt bei ihrer Kleinheit mit



Abb. 18. *A* Miniergänge der Larve des Kleinschmetterlings Lyonetia clerkella L., (*B*) in dem Blatt einer Amarellkirsche. Orig. nach der Natur.

ihrem Querschnitt nur einen kleinen Teil des Blattquerschnittes ein; und zwar hält sie sich zunächst nahe der oberen Fläche des Blattes; während sie nun dicht unter der durchsichtigen Epidermis des Blattes sich vorwärts frißt, dringt hinter ihr naturgemäß in den Gang Luft ein, die das Licht reflektiert und so den weißen Glanz des Minierganges bedingt. Ist die Made herangewachsen, so bohrt sie ihren Weg etwas abwärts an die Unterseite des Blattes, und in dem erweiterten Gangende haben wir ihre Puppenwiege zu erblicken. Hier liegt die braune Tönnchenpuppe der Oberfläche so nahe, daß die Fliege beim Auskriechen ohne allzu viel Arbeit nach außen durchbrechen kann. Bei anderen Arten verläßt die Larve im erwachsenen Zustande die Mine, um sich in der Erde zu verpuppen. Auch kleine Rüsselkäfer leben in ähnlicher Weise. Abb. 19 zeigt die Fraßmine eines solchen aus der Gattung Orchestes (O. fagi L.), der auf den Blättern unserer Buche häufig zu finden ist. Hier legt das Muttertier anfangs Juni das Ei auf der Unterseite des Buchenblattes in die Mittelrippe; die Larve frißt sich heranwachsend zunächst in einem feinen Gang, der sich aber allmählich erweitert, zum Blattrand durch. Dort, und zwar meist in der Spitzenhälfte des Blattes, weidet sie eine größere Höhle aus, deren Wände vertrocknen und sich bräunen. In diesem Raum wird die Puppenwiege in Form einer kugligen Blase angelegt.



Abb. 19. *A* Mine der Larve von Orchestes fagi L., die sich fast bis zum Rand durchgefressen hat. Nat. Größe. *B* Der Rüsselkäfer Orchestes fagi L. Vergr. 4 mal. Orig. nach der Natur.

Viele andere kleine Insekten bzw. deren Larven minieren in dieser Weise in Blättern oder an der Oberfläche anderer grüner Pflanzenteile. Und viele andere bohren wenigstens ihre Eier in die Blattspreiten ein, wo sie zum Teil für die ersten Etappen ihrer Entwickelung Nahrung finden.

Übrigens gibt es nicht wenige Formen, welche von außen her nur Schichten von der Ober- oder Unterseite von Blättern abnagen. Das entblößte, darunter gelegene Gewebe trocknet dann ein, und die Blätter bekommen ein verschrumpeltes, häßliches, krankes Aussehen, wie das wohl jeder von uns schon am Flieder, an der Syringe beobachtet hat. Bei diesem Strauch ist wiederum die Larve einer Motte der Schädling; letztere ist die Gracilaria syringella Fb. Die Larven leben in Gesellschaften bis zu 20 und nagen vorwiegend von der Blattspitze her das Gewebe von oben weg, so daß die Haut der Unterseite stehen bleibt. Nach der ersten Häutung verlassen sie ihre Mine, rollen das Blatt mit gesponnenen Fäden von vorn her zusammen und ziehen sich bei Tag in die so entstehende Rolle zurück Bei Nacht begeben sie sich wieder auf ihre Weidefläche, die Oberseite des Blatts, und verschonen stets die Unterseite. Die mißfarbenen Flecken der Blätter vieler Garten- und Treibhausgewächse werden in ähnlicher Weise durch die Raspeltätigkeit des Rüssels von Blasenfüßen (Thripsarten) verursacht.

Sehr erfolgreiche Vertilger grüner Pflanzensubstanz sind die Landschnecken, wenn sie auch selten in so ungeheuren Massen auftreten wie Insekten und Insektenlarven. Immerhin können die Folgen ihrer Tätigkeit auffällig genug werden; ich habe vor Jahren in meinem Miniaturgarten die Nacktschnecke Limax agrestis L. von den kahlgefressenen Salat- und Bohnenbeeten pfundweise abgesammelt. Immerhin ist hervorzuheben, daß wir in der freien Natur selten so auffällige Spuren der Freßtätigkeit von Schnecken an den grünen Pflanzen beobachten können, wie sie die schädlichen Insekten oft verursachen. Das gilt sowohl für unsere gemäßigten Klimata als auch für die Tropen, wo ja in manchen Gegenden entsprechend der

Luftfeuchtigkeit Schnecken oft in sehr großen Zahlen gefunden werden. Aber in der ganzen mir bekannten Literatur über Reisen in den Tropen fand ich nirgends Angaben über auffällige Spuren von Schneckenfraß. Das hat wohl seine Ursache darin, daß die Üppigkeit des Pflanzenwachstums in den Tropen stets imstande ist, den entstandenen Verlust zu decken, ehe er sich zu auffälliger Größe summiert. Auch bei uns sind ja viele der Schädlinge nur im Frühjahr imstande, auffällige Zerstörungen hervorzurufen; im Sommer kann meist der Schaden wieder gutgemacht werden. Bei uns beginnen die meisten Schneckenarten im Frühjahr nach dem ersten warmen Regen ihre Schlupfwinkel zu verlassen und sich über die Pflanzen herzumachen. Wie Stahl schreibt: „Sie beginnen ihr Zerstörungswerk, welches sich auf die verschiedensten Pflanzen erstreckt und bis in den Herbst hinein fortdauert. Auch dann, wenn viele unserer Landschnecken sich bereits wieder in ihre Schlupfwinkel verkrochen haben, setzen andere Arten z. B. Limax agrestis L., Arion hortensis Fer. sowie einige kleine Helixarten ihre Tätigkeit bis tief in den Winter hinein und in milden Wintern die ganze kalte Jahreszeit hindurch fort."

Es ist aber bemerkenswert, daß nur eine geringe Zahl von Arten der Landschnecken die grünen Teile höherer Pflanzen fressen. Die landbewohnenden Vorderkiemer fressen fast ausschließlich faulende Pflanzenstoffe (Cyclostoma). Sie verhalten sich ähnlich wie die gleich nachher zu besprechenden omnivoren Landpulmonaten.

Unter unseren einheimischen Formen sind außer dem vorher erwähnten Limax agrestis L., der grauen Ackerschnecke, vor allem die große Wegschnecke (Arion empiricorum L.) und die Weinbergschnecke (Helix pomatia L.) als Formen zu nennen, die sich von frischen grünen Pflanzenteilen ernähren. Gelegentlich fressen auch viele unserer anderen Landschnecken grüne Pflanzenteile, so Helix arbustorum L., H. fruticum Müller, H. lapicida L., H. hortensis Müller, auch die Clausilien, Bulimus detritus usw. Aber sie alle sind harmlos, verglichen mit den drei erstgenannten Arten, vor allem den beiden Nacktschnecken.

Die genannten drei einheimischen Schneckenarten sind charakteristische Beispiele von Tieren, welche bei der Nahrungssuche nicht allzu wählerisch sind. Sie fressen viele verschiedene Pflanzen an, doch zeigen sie eine gewisse Vorliebe für manche Pflanzen und verschonen andere vollkommen. Diese Tatsache führt uns zur Erörterung interessanter Beobachtungen, welche vor allem durch Stahl eine Darstellung nach einheitlichen Gesichtspunkten und eine exakte, experimentelle Prüfung gefunden haben.

Es zeigt sich nämlich bei näherer Untersuchung, daß die meisten Schnecken, auch diejenigen, welche in der Regel grüne, frische Pflanzenteile verzehren, von vielen Pflanzen welke, selbst faulende Teile bevorzugen. Weiterhin nehmen sie sehr gern Früchte, Wurzeln, Knollen, usw. Also Kartoffeln, Kürbisse, Obst, Beeren usw., vor allem süße, zarte Pflanzenteile werden von solchen Schnecken sehr viel gefressen; ja sie verschmähen auch animalische Kost nicht, wenn sie Gelegenheit haben, Fleischstücke usw. zu bekommen. Limax agrestis L. und Arion empiricorum L. fressen sich in der Not sogar gegenseitig bzw. ihre eigenen Artgenossen auf. Diese Formen kann man bis zu einem gewissen Grade als omnivore Schnecken bezeichnen. Die meisten von ihnen sind enorm gefräßig, und in der freien Natur findet man sie fast stets in einem geradezu ausgehungerten Zustand, selbst dann, wenn die natürlichen Bedingungen für ihre Ernährung ideale sind, also genug geeignete Futterpflanzen vorhanden sind, die Witterung feucht genug ist usw. „Bekommen solche Tiere eine für sie geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Freßtätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort. Hat man eine Anzahl dieser Tiere im Zimmer, so hört man oft vom Abend bis zum Morgen das Geräusch, welches die mit spitzen Zähnchen besetzte Radula beim Abraspeln der Pflanzenteile verursacht."

Helix pomatia L., die Weinbergschnecke frißt nach Yung in ausgehungertem Zustand in 3 Stunden den achten Teil ihres Körpergewichts an Kohlblättern. Sehr interessant sind die Stahlschen Versuche, aus denen hervorgeht, daß mit der Sättigung rasch die verzehrte Quantität abnimmt. Tiere, die in den ersten 24 Stunden bis zu 1,6 Gramm Kartoffelscheiben fraßen, nahmen in den nächsten 24 Stunden nur je 0,6 Gramm zu sich. Im Freien sieht man nun die draußen immer hungrigen Tiere Blätter des Haselnußstrauchs (so Helix hortensis Müller) oder junge Blätter des Weinstocks (so Helix pomatia L.) annagen. Bietet man den Tieren in der Gefangenschaft diese Pflanzenteile an, so kann man konstatieren, daß sie in 24 Stunden kaum wägbare Portionen bewältigt hatten, während sie, wie wir sahen, Kartoffeln oder wie wir hinzufügen können, gelbe Rüben, Salatblätter, Kürbisse usw. grammweise verzehrten.

Genaue Beobachtung der Tiere in der Gefangenschaft zeigt uns, daß sie viele Pflanzen, die sie in ihrem hungrigen Zustand in der Freiheit anfallen, wenn ihnen die Wahl gelassen ist, nicht nehmen, während sie, wenn die bevorzugten Pflanzen weggefressen sind, auch solche zuerst verschmähte Pflanzen zu fressen beginnen. Nicht immer gelingt es ihnen, dieselben richtig zur Nahrung zu verwenden, stets ist das Fressen an ihnen ein verlangsamtes und unbeholfenes.

Daß die omnivoren Schnecken gewisse Pflanzen bevorzugen, andere vermeiden, daß sie ferner besonders gern an welke oder abgestorbene Pflanzenteile sich heranmachen, was man insbesondere bei unseren zarteren Helix-Arten konstatieren kann (H. hortensis, fruticum, arbustorum usw.), das hat in besonderen, sehr interessanten Tatsachen seinen Grund. Die Pflanzen sind nämlich vielfach mit Schutzeinrichtungen versehen, welche sie gegen die Gefahr des Gefressenwerdens durch allerhand Feinde schützen. Einerlei wie diese Schutzeinrichtungen entstanden sind, jedenfalls sind sie sehr wirksam und halten viele Feinde von den geschützten Pflanzen ab. Diese Schutzeinrichtungen sind teils chemischer, teils mechanischer Art. Die chemischen Schutzstoffe sind Stoffwechselprodukte der Pflanze, welche teils in besonderen Saftbehältern, in drüsenartigen Organen usw., teils im Zellsaft oder sonstwie im Gewebe der Pflanzen enthalten sind. Es sind Gifte, Gerbsäure, seltener Oxalsäure, ätherische Öle oder Bitterstoffe, welche vor allem in Betracht kommen. Als mechanische Schutzmittel sind Dornen und Stacheln, Borstenhaare, sog. Feilhaare, Verkieselung und Verkalkung der Zellmembranen, Schleim- und Gallertbildung und das Auftreten der Rhaphiden, feiner nadelförmiger, an beiden Enden zugespitzter Kristalle von oxalsaurem Kalk, zu nennen.

Diese Schutzmittel sind, wie die Experimente von Stahl erwiesen haben, sicher sehr wirksam gegen die omnivoren Schnecken; sie sind aber auch gegen alle möglichen anderen Tiere, welche verschiedenerlei Gewächse fressen, den Pflanzen ein wirksamer Schutz, so gegen Heuschrecken, gegen Wiederkäuer und Nagetiere. Stahl konnte zeigen, daß die gleichen Pflanzen welche verschmäht wurden, solange sie in frischem Zustand sich befanden, mit dem größten Appetit verspeist wurden, nachdem man durch Auslaugen oder andere Prozeduren die chemischen und mechanischen Schutzeinrichtungen beseitigt hatte.

Beobachtung im Freien zeigt, daß tatsächlich eine Auswahl der ungeschützten Pflanzen und eine Vermeidung der geschützten durch die pflanzenfressenden Tiere, vor allem die Schnecken erfolgt. Allerdings, wie wir sahen, ist die Schonung keine absolute: denn, wenn die geschützten Pflanzen auch in der Regel gemieden werden, eine absolute und jederzeit wirksame Waffe gegen ihre Widersacher haben sie nicht: in der Not werden auch sie, wenn auch nicht mit allzugroßem Erfolg, angefallen. So können wir also auf jeden Fall konstatieren, daß sie einen Schutz genießen infolge ihrer besonderen Anpassungen.

Fast stets aber finden wir in der Natur, daß, wenn ein Organismus gegen die große Schar seiner Feinde hinlänglich gewappnet ist, daß ihm dann ein Sonderfeind ersteht, der gegen seine Panzerplatten ein besonders wirksames Geschoß zu versenden weiß. Und so finden wir auch besondere Feinde, welche gegen die mechanischen oder chemischen Schutzmittel der Pflanzen gefeit sind. Es sind dies Spezialisten der Ernährung, Formen, welche gerade diejenigen Dinge sich zur ausschließlichen Nahrung erwählen, welche von den anderen verschmäht werden. So sind z. B. unter den Landschnecken einige Formen ausgesprochene Pilzfresser; Limax maximus L. lebt nach Stahl ausschließlich von Pilzen, bei Jena im Sommer vorwiegend von Peziza macrocalyx L.; ebenso ist Arion subfuscus Drap. Pilzfresser. Man kann die Hutpilze im Innern von diesen Schnecken oft ganz durchwühlt und durchfressen finden. Mit Hilfe des Geruchssinnes finden die Schnecken die Pilze auf und ziehen sie jeder anderen Nahrung vor.

Die omnivoren Schnecken verschmähen die Pilze, welche vor ihnen durch Schutzstoffe, die für viele Tiere, z. T. für den Menschen sogar, giftig sein können, geschützt sind; laugt man die Pilzmasse aus, so fressen sie die Fragmente sehr gern. Die Spezialisten dagegen nahmen in den Versuchen Stahls zunächst die frischen Pilzstücke und verschmähten die ausgelaugten. Es zeigt sich also, daß die Spezialisten Feinschmecker mit besonders ausgebildeten Instinkten sind. Offenbar sind mit den Schutzstoffen die wahrscheinlich mit ihnen identischen Appetiterreger für die Spezialisten ausgelaugt worden. Dasjenige, was den Pilz vor dem großen Heer seiner Feinde schützte, ist der spezielle Reiz für den Spezialisten geworden, der jede Nahrung mit Geringschätzung behandelt, welche nicht den von ihm gesuchten pikanten Reiz besitzt.

Ähnliches, wie es für die Schnecken experimentell nachgewiesen wurde, finden wir in den Beziehungen der Pflanzen zu vielen anderen ihrer Verfolger aus dem Tierreich sich wiederholen, z. T. sogar in noch weiter gehenden Verfeinerungen. Die pilzfressenden Schnecken sind meist nicht auf eine Pilzart angewiesen, sondern fressen alle möglichen Pilze, wenn sich auch hie und da ein Ansatz zu einer noch weiter gehenden Beschränkung zeigt. Bei den Insekten jedoch sind vielfach die Arten auf eine einzige Pflanze, ja nicht selten nur auf einen einzelnen Teil einer Pflanze beschränkt. Doch wollen wir die weitere Betrachtung der Spezialisten noch verschieben, bis wir die weniger wählerischen Tierformen fertig besprochen haben. Bei der Erörterung der Landschnecken war es geboten, den gerade bei ihnen experimentell geprüften Begriff des „Spezialistentums" genauer zu erörtern. Das was wir hier gelernt haben, wird uns eine geeignete Grundlage für eingehendere Erörterungen bilden, wenn wir zunächst die größeren pflanzenfressenden Tiere aus der Gruppe der Wirbeltiere einer kurzen Betrachtung unterworfen haben.

Unter den landbewohnenden Wirbeltieren kommen als Pflanzenfresser Reptilien, Vögel und Säugetiere in Betracht. Die Amphibien leben alle von animalischer Nahrung: das gilt auch für die Mehrzahl der Reptilien. Immerhin ist hervorzuheben, daß die im Wasser lebenden Larven der Amphibien, vor allem die Kaulquappen der Frösche eine Menge von lebenden und toten Pflanzenstoffen in sich aufnehmen, wenn sie den Überzug von Steinen, Holz, Bodenschlamm abweiden. Unter den Eidechsen gibt es, vor allem unter den Varanen eine Anzahl von pflanzenfressenden Arten. So sei die Eidechse Cyclura carinata Harl. von Jamaika erwähnt, die sich ähnlich von Landpflanzen ernährt, wie der oben erwähnte Amblyrhynchus der Galapagosinseln von Seetangen. Eine größere Anzahl von Agamen (Uromastix, Lophura, Liolepis) frißt Pflanzenteile, vor allem Früchte, Beeren, aber auch Blätter. Ferner ist der grüne Leguan (Iguana tuberculata Laur.) ein Baumbewohner, der fast nur von Pflanzenkost lebt. Ebenso gibt es pflanzenfressende Schildkröten. Und zwar sind da fast alle Landschildkröten und eine ziemlich große Anzahl von Süßwasserbewohnern (Podocnemis usw.) zu nennen.

Mehr Pflanzenfresser gibt es unter den Vögeln; aber meist handelt es sich da um Spezialisten, welche nur einzelne Teile der Pflanzen verzehren. Grüne Pflanzenteile werden ja von vielen Vögeln als gelegentlicher Bestandteil der Nahrung aufgenommen, auch von omnivoren Vögeln und Körnerfressern usw. Jeder von uns hat schon Käfigvögel durch ein Salatblatt oder junge, zarte Pflänzchen, Keimlinge usw. erfreut. Auch kann man im Frühjahr jeden Tag beobachten, wie Amseln, Stare usw. Gras, junge Knospen und Triebe von Sträuchern und Bäumen abrupfen und verzehren. Aber der leichtbeschwingte Vogel kann sich nicht mit dem schweren Ballast beladen, den die grüne Pflanzennahrung darstellt. Er kann auch nicht die lange Zeit auf die Verdauung verwenden, welche die Zerlegung der Zellulosemassen der Blätter, des Grases usw. erfordern würde. Die Vögel sind auf Nahrung angewiesen, welche konzentriertere Nährstoffe enthalten. Daher werden wir sie vorzugsweise unter den Frucht- und Körnerfressern finden, soweit sie nicht überhaupt von animalischer Nahrung ihr Leben bestreiten. Gelegentlich nehmen einige nicht fliegende Vögel selbst größere Mengen pflanzlicher Substanz auf. Es sei hier von unseren einheimischen Vögeln nur auf die Trappen und Gänse hingewiesen. Die den Entenvögeln nahestehenden merkwürdigen südamerikanischen Vögel Chauna und Palamedea fressen mit ihrem Hühnerschnabel Pflanzenteile, vor allem saftige Wasserpflanzen. Auch die straußähnlichen Vögel sind hier anzuführen.

Ferner sei hier darauf hingewiesen, daß einige Papageien Gras und Kräuter fressen. Von dem neuseeländischen Papagei Stringops habroptilus G. R. Gr. ist bekannt, daß er allerlei Kräuter vor allem Gras, Wurzeln, Flechten, sogar Lebermoose, auch Früchte und Samen frißt. Sehr interessant ist nun als Beispiel für den entscheidenden Einfluß, den die Ernährung auf die Lebensweise und damit auf die körperlichen Anpassungen eines Tiers ausübt, die Tatsache, daß der am Boden seine Nahrung suchende Stringops die Flugfähigkeit fast vollkommen verloren hat. Vielleicht hängt dies sogar mit der Schwere der Pflanzennahrung zusammen, die in großen Massen aufgenommen werden muß. So hat Haast nach Buller nachgewiesen, daß der Kropf mit Pflanzenmasse manchmal so vollgepfropft ist, daß das Tier kaum imstande ist, sich zu bewegen.

Auch an einem sehr eigenartigen Pflanzenvertilger, der Rarita oder dem Pflanzenmähder (Phytotoma rara Molina) des südwestlichen Südamerika dürfen wir nicht vorübergehen. Derselbe vertilgt neben Früchten vorwiegend junge Schößlinge von Pflanzen, die er mit seinem sägezahnigen Schnabel abschneidet. So wird er vor allem den Getreidefeldern und Gärten schädlich.

Unter den Säugetieren finden wir dagegen zahlreiche Formen, welche sich ausschließlich oder fast ausschließlich von grünen Pflanzenteilen ernähren. Es ist erstaunlich, wie viele Säugetiere Pflanzen und Pflanzenteile als Hauptbestandteil der Nahrung oder als einziges Futter zu sich nehmen. Wenn wir bedenken, daß allein die pflanzenfressenden Nagetiere mehr als ein Drittel der rezenten landbewohnenden Säugetiere darstellen und dazu noch die zahlreichen Arten der Huftiere rechnen, so sehen wir ein, daß die Säugetiere zu den Pflanzenfressern ein sehr beträchtliches Kontingent stellen. Noch dazu ist hervorzuheben, daß die landbewohnenden, pflanzenfressenden Säugetiere fast stets viel individuenreichere Arten bilden als diejenigen Gruppen, welche sich animalisch ernähren (vgl. I. Bd. S. 329).

Säugetiere, die grüne Pflanzenteile fressen, finden sich in den Ordnungen der Beuteltiere, der Zahnarmen, der Nagetiere, der Huftiere, der Halbaffen und der Affen, wenn wir von den Seekühen absehen, die wir ja früher mit den Wassertieren schon besprochen haben. Ja selbst in den sonst so ausschließlich auf tierische Nahrung angewiesenen Ordnungen der Insektenfresser und Raubtiere finden sich einzelne Formen, welche mehr oder weniger ausgesprochen Pflanzenkost bevorzugen.

Wir werden sehen, daß sehr viele dieser Pflanzenfresser unter den Säugetieren sich vorwiegend von Früchten und Samen ernähren. Doch ist die Zahl der Formen auch nicht gering, welche Blätter, Zweige, junge Sprosse, Gras und Kräuter fressen. Erinnern wir uns an die Ernährungsweise der Insekten und Schnecken, welche sich von solchen Pflanzenteilen ernährten, so denken wir sofort an die enorme Freßgier, welche wir bei diesen Tierformen zu erwähnen hatten. Diese hängt damit zusammen, daß die Tiere sehr viel von den grünen Pflanzenteilen in sich aufnehmen müssen, um genug Nährstoffe zu erhalten; denn die grünen Pflanzenteile enthalten wenig für die Tiere brauchbare Nährstoffe und noch dazu in einer Form, welche für sie relativ schwer auszunützen ist.

Es muß also besonders schwierig sein, so große und schwere Tiere, wie es die Säugetiere vielfach sind, mit grünen Pflanzenteilen ausreichend zu ernähren. Und doch finden wir gerade unter den Pflanzenfressern die größten und mächtigsten Tierformen des festen Landes. Es hängt dies damit zusammen, daß die Nahrungsaufnahme und Nahrungsverarbeitung bei den Säugetieren vielfach durch äußerst wirksame Anpassungen gesichert ist.

Fassen wir zunächst die Beuteltiere ins Auge, so müssen wir feststellen, daß auch unter ihnen zahlreiche Pflanzenfresser vorkommen. Vor allem sind hier die känguruhähnlichen Arten zu nennen, zu welchen, die größten Beuteltiere gehören. Wir alle wissen durch Besuche in zoologischen Gärten, daß es verschiedene Arten von Känguruhs gibt, große und kleine, rote, graue und schwarze. In der Regel machen wir uns aber keine richtige Vorstellung von dem Reichtum an Arten und Gattungen, welche der australische Kontinent beherbergt. Es gibt nicht weniger als 50—60 Arten, die in 8—10 Gattungen eingereiht werden. Sie alle sind Pflanzenfresser, und zwar zeigen sie zahlreiche verschiedenartige Anpassungen, die sie für die Natur ihres Aufenthaltsortes, die besondere Nahrung usw. geeignet machen.

Die größten Formen, die Angehörigen der Gattung Macropus sind Gras- und Kräuterfresser; sie leben fast wie die Wiederkäuer unter den höheren Säugetieren, bilden Herden und sind vielfach direkt als Steppentiere zu bezeichnen. Nach Semon sehen die Squatters in Australien in ihnen vielfach Konkurrenten ihres Viehs auf der Weide, und in dürren Zeiten können sich größere Känguruhherden wohl auch unangenehm als Mitkonsumenten der spärlichen Weide bemerklich machen. Man veranstaltet daher große Treibjagden auf sie und setzt sogar Preise auf ihre Tötung, so daß in den meisten besiedelten Gegenden diese interessanten Tiere fast ausgerottet sind.

Als Rock-Wallabies bezeichnet man in Australien die Arten der Gattung Petrogale, welche in gebirgigen Gegenden vorkommen, ausgezeichnete Felsenkletterer sind und sich ebenfalls von Gras und Blättern nähren. Nächtliche Blattfresser sind die Baumkänguruhs, die zur Gattung Dendrolagus gehören, deren Arten vor allem in dem urwaldreichen Neuguinea vorkommen. Es sieht sehr merkwürdig aus, wenn diese Tiere, welche vollkommen den Springerhabitus der echten Känguruhs besitzen, mit verblüffender Gewandtheit in den Bäumen von Ast zu Ast springen.

Auch die anderen baumbewohnenden Beutler, so die Flugbeutler (Petaurus, Petauroides usw.), der Beutelbär (Phascolarctus), die „falschen Opossums" (Trichosurus) fressen vorwiegend Baumblätter. Bei den letztgenannten sind es die Blätter der Eucalyptusbäume, deren Aroma sich in einer unangenehmen Weise dem Fleisch der Tiere mitteilt.

Von den bodenbewohnenden Formen sind vor allem noch als Grasfresser die Känguruhratten zu nennen (Gattung Aepyprymnus; A. rufescens Gray), ferner als Knollen- und Wurzelfresser die mit Scharrkrallen ausgerüsteten, höhlenbewohnenden Bettongia-Arten, der Beuteldachs (Perameles), der Wombat (Phascolomys) u. a. Sie alle zeigen aber eine Eigen-



tümlichkeit, welche uns bei den höheren Säugern gerade bei Frucht- und Knollenfressern oft wieder begegnen wird. Sie sind nämlich einer gemischten Kost durchaus nicht abgeneigt, fressen gern zu ihren Pflanzenteilen noch Insekten, Würmer, Eier, junge Vögel, selbst erwachsene kleinere Vögel und Säugetiere.

Diese sämtlichen pflanzenfressenden Beuteltiere erinnern in ihren Ernährungsanpassungen außerordentlich an die sich ähnlich ernährenden höheren Säugetiere. Sie haben ähnliche Gebißanpassungen, ähnliche Verwendung von Pfoten und Zunge, ähnliche Größe und Teilung des Magens wie die letzteren, wir werden später auf diese auffallenden Ähnlichkeiten zurückkommen.

Abb. 20. Giraffe, Mimosenblätter und Ästchen abweidend.

Unter den plazentalen Säugetieren sind als Vertilger grüner Pflanzenteile zunächst folgende niedere Formen zu nennen: Der Flattermaki (Galeopithecus), jenes eigenartige Fallschirmtier der indonesischen Inseln, welches den Insektivoren nahesteht, frißt trotz seines Insektenfressergebisses Blätter und Früchte. Dieser Nahrung entspricht sein langer Darm, der die Körperlänge 4—5 mal übertrifft, und sein langer Blinddarm. Unter den zahnarmen Tieren sind die Faultiere ausgesprochene Blätterfresser. Sie sind Bewohner der großen Waldregionen, welche den äquatorialen Teil von Südamerika erfüllen. Sie leben träge und langsam beweglich in den Baumkronen, sich mit ihren langen Krallen, an denen sie wie an Haken aufgehängt sind, langsam von Ast zu Ast hantelnd. Dabei ist fast stets ihr Bauch nach oben, ihr Rücken nach unten gekehrt; ihre graue Behaarung läßt sie den Baumrinden ähnlich erscheinen und gewährt ihnen Schutz. Sie bewegen sich, ihrem Namen Ehre machend, so langsam von Ast zu Ast, daß man sagen kann, jeder Ast eines Baumes, dessen Blätter und junge Zweige sie abgeweidet haben, ist schon längst wieder ergrünt, bis sie auf ihrem Rundgange durch die Krone wieder zu ihm gelangen. So können sie wochen-, monate-, selbst jahrelang auf einem Baume leben.

Unter den Insektivoren sind keine echten Pflanzenfresser zu nennen; um so mehr unter den Nagetieren. Diese Ordnung besteht sogar fast ausschließlich aus Pflanzenfressern. Unter ihnen sind sehr viele Arten, welche alle möglichen nährstoffreichen Pflanzenteile den Blättern und Ästen vorziehen. Doch fast alle Formen nehmen nebenher grüne Pflanzenteile

auf. Ich brauche nur an unsere Hasen, Kaninchen, an Meerschweinchen, Murmeltiere, Biber, Lemminge, Stachelschweine usw. zu erinnern. Besonders hervorzuheben als Blattfresser wären Agutis, Pacas, Capybara, als Grasfresser Chinchilla, Gerbillus, Springmaus (Dipus).

Unter den Raubtieren nehmen nur wenige Formen gelegentlich Pflanzennahrung zu sich. Ihnen stehen jedoch wiederum die Huftiere als so gut wie ausschließlich pflanzenfressende Formen gegenüber. Und zwar ernähren sich sogar fast alle Arten nur von grünen Pflanzenteilen: Blättern und Stengeln. Wir können in der Hauptsache Blattfresser und Grasfresser unterscheiden. Als Blattfresser wären anzuführen: Tapire, Hirsche, Giraffen, Okapi und vor allem die Elefanten, die sich von Blättern und zarteren Zweigen ernähren. Die Mehrzahl der Wiederkäuer, auch viele Hirsche, und die Pferde, fressen Gras und zwischen demselben wachsende krautige Gewächse. Sehr interessant sind die Ernährungsverhältnisse bei den Rhinocerosarten. Bekanntlich kommen die Nashornarten in Afrika und in Südasien vor. In Indien, Hinterindien und Indonesien sind sie vorwiegend Urwaldtiere, in Afrika vorwiegend Steppentiere. Die kleinste Art, das zweihörnige Rhinoceros (Dicerorhinus) sumatrensis G-Cuv. ist ein relativ stark behaarter Urwaldbewohner, der in Borneo, Sumatra, Malakka, Birma und Assam vorkommt. Die Zähne des Tieres sind niedrig, ohne Zement (brachyodont); die Oberlippe ist verlängert und stellt ein Greiforgan dar, mit dem das Tier Blätter und Zweige abpflückt. Ganz ähnlich lebt und ganz ähnlich organisiert ist das einhornige Rhinoceros sondaicus Desm., welches von Bengalen über Malakka bis Java sich verbreitet. Unter den afrikanischen Formen ist das häufigere schwarze Nashorn (Rhinoceros (Diceros) bicornis L.) zwar den Formen dieser Gruppe ähnlich, aber die niederen (brachyodonten) Zähne besitzen immerhin eine, wenn auch dünne Zementlage. Es kommt in ganz Afrika von Abessinien bis zum Kap vor und fehlt nur in dem Teil Westafrikas, der nördlich vom Kongo liegt. Das weiße Nashorn dagegen (Rhinoceros (Diceros) simus Burch.), welches in Zentral- und Südostafrika vorkommt, ist ein Tier, welches auf Steppen grast. Es hat hohe Zähne (hypselodonte) mit starker Schmelzlage. Auch fehlt ihm die Greiflippe der Blattfresser. Die gleichen Eigentümlichkeiten zeigt schließlich die dritte der indischen Nashornformen Rhinoceros unicornis L., eine einhörnige Art, welche als nördlichste jetzt noch lebende Rhinocerosart in Assam, Birma und Nepal an offenen Stellen grast. Auch seine Zähne sind hypselodont, wenn auch nicht so ausgesprochen wie diejenigen des weißen Nashorns. Immerhin haben sie eine recht dicke Zementlage. In den Anpassungen des Gebisses, dessen wurzellose hohe Zähne relativ rasch nachwachsen können, gleichen diese grasfressenden Nashörner den Pferden, deren Zähne ja beim Zerkleinern der kieselsäurereichen Gräser viel stärker abgenutzt werden als die Zähne der blattfressenden Tiere.

Alle diese großen Pflanzenfresser sind für das Abbeißen und Ergreifen von Gras und Blättern durch die Beschaffenheit ihrer Lippen und Zungen und durch die Form und Stellung ihrer Zähne besonders begünstigt. Wie die blattfressenden Nashörner, so besitzen auch Pferde, Wiederkäuer, Giraffen, Elefanten usw. sehr bewegliche Lippen, welche beim Abreißen der Pflanzenteile wichtige Dienste leisten. Bei den Wiederkäuern fehlen im Oberkiefer die Schneidezähne; im Unterkiefer steht eine geschlossene Reihe scharfer Schneidezähne, welche mit der Oberlippe zusammenwirken, um die relativ weichen, saftigen Pflanzen abzurupfen, von denen sich diese Tiere nähren. Beim Ergreifen der Nahrung dient ihnen nun die Zunge als wichtiges Hilfsorgan. Sie ist relativ lang, sehr beweglich, vorstreckbar, spitz und besitzt, wie im ersten Band bereits geschildert wurde, eine rauhe Oberfläche, die mit rückwärts gekehrten, spitzen verhornten Papillen bedeckt ist. Die Giraffen, welche in der Freiheit niemals Gras und Kräuter vom Boden pflücken, sondern nur die Blätter und zarteren Äste der zahlreichen Akazien-

arten und anderer Bäume der afrikanischen Steppe aus den Kronen herabholen, haben in ihrer langen, kräftigen Zunge ein vorzügliches Hilfsmittel zu dieser Tätigkeit (Abb. 20).

Die Pferde besitzen im Ober- und Unterkiefer je eine Reihe scharfer Schneidezähne, welche sie befähigen, das Gras wie mit einer Beißzange abzuknappen. Auch bei ihnen wirken Lippen und Zunge beim Ergreifen der Nahrung mit.

Das vorzüglichste Hilfsmittel zum Abpflücken von Zweigen und Blättern besitzt aber unter den Huftieren der Elefant. Sein Rüssel ist ein Instrument von großer Vielseitigkeit und Brauchbarkeit; er ist aus der äußeren Nase und der Oberlippe gebildet, welche lang ausgezogen und mit kräftigen Muskeln versehen sind. Der Länge nach durchziehen zwei Kanäle den Rüssel, die sich in die beiden Nasenkanäle fortsetzen. Zwischen den Nasenlöchern findet sich vorn in der Mitte der Rüsselspitze ein fingerförmiger Fortsatz, mit dem der Elefant kleine Gegenstände fest ergreifen kann. Auch kann er den Rüssel selbst um dickere Gegenstände wickeln. Mit dem Rüssel kann das Tier Gegenstände vom Boden aufheben und Äste und Blätter, die ihm als Nahrung dienen, hoch von den Baumkronen abpflücken; er kann, wie wir später noch schildern werden, Wasser mit ihm schöpfen, sich verteidigen usw.

So leistet ihm der Rüssel ähnliche Dienste, wie der letzten zu behandelnden Gruppe von laubfressenden Säugetieren, den Affen, die Hand als vollkommenstes Instrument zur Verfügung steht.

Junges Grün der Bäume, Blätter und Stengel fressen unter den Affen die Schwanzaffen (Cercopitheken), Schlankaffen (Semnopitheken), die Stummelaffen (Colobiden) und die Gibbons (Hylobatiden). Alle sind echte Baumbewohner, in Kletterfähigkeit und Behaarung als echte Urwaldbewohner erkennbar. Sie alle haben zum Ergreifen und Abpflücken der Blätter brauchbare Hände, ein zum Zermahlen derselben geeignetes Gebiß und charakteristische Umbildungen des Magens (Näheres s. unten). Die Cercopitheken besitzen außerdem sehr erweiterungsfähige Backentaschen, welche bis tief an den Hals herunter erweitert werden können, wenn sie mit allerlei pflanzlichen Substanzen vollgepfropft sind.

Die Cercopitheken gehören nämlich zu denjenigen Tieren, welche außer Blättern mit Vorliebe auch die Früchte von Pflanzen fressen. Dasselbe ist der Fall bei den Semnopitheken; es ist ein äußerst possierlicher Anblick, wenn das alte Männchen des Nasenaffen eine Banane frißt. Mit den Händen hat er die Frucht gepflückt und sorgfältig geschält, dann führt er sie mit der einen Hand zum Mund und beißt hinein; um dies zu tun, muß er aber seinen Kopf vollkommen zur Seite neigen, denn seine lange, schlaffe Nase hängt ihm vor dem Mund herunter und verhindert ihn gerade von vorn in die saftige Frucht hineinzubeißen.

Auch die höheren Menschenaffen leben von Baumfrüchten, jungem Laub, gelegentlich auch von animalischen Stoffen. Die Gibbons fressen Blätter und Früchte, daneben Insekten und Spinnen, Eier und junge Vögel. Die Paviane sind noch ausgesprochener omnivor; sie fressen vielerlei Tiere. So ist von dem südafrikanischen Papio porcarius Bodd. bekannt, daß er unter Steinen Reptilien, Tausendfüßler, Skorpione usw. fängt, aber auch die Zwiebeln und Knollen von Pflanzen ausgräbt. Von den amerikanischen Affen sind die Krallenäffchen (Hapalidae) auf Früchte und Insekten angewiesen, während die Cebiden außer solchen auch Eier und junge Vögel rauben. Diese Ernährungsweise teilen sie mit vielen Halbaffen.

Solche omnivoren Tiere finden wir in allen Abteilungen des Tierreichs; wir haben sie schon bei den Schnecken genauer besprochen und müssen hier auch bei den pflanzenfressenden Säugetieren auf sie eingehen. Denn biologisch sind sie kaum von den Fruchtfressern zu trennen. So haben wir schon unter den Beuteltieren solche Formen erwähnt, z. B. der Beuteldachs oder Bandikut (Perameles) lebt teils von Insekten und Würmern, teils von Wurzeln und

Knollen, die er sich mit seiner Grabhand aus dem Boden herausgräbt. Selbst unter den Insektivoren finden sich Formen wie die Tupajiden oder Spitzhörnchen, die neben Insekten reichlich Früchte fressen; beim Fressen sollen diese Tiere, welche in Haarkleid, Bewegungen, Form und Größe den Eichhörnchen gleichen, ihre Nahrung in ähnlicher Weise wie diese zum Munde führen.

Ein Gegenstück zu diesen pflanzenfressenden Insektivoren bilden die nicht allzuwenigen Nagetiere, welche tierische Körper als Nahrung vertilgen. Wir werden später noch einige Formen kennen lernen, welche ausschließlich von Tieren leben. Hier wollen wir als interessantes Beispiel die Wühlmäuse erwähnen. Eine Gattung (Evotomys Coues = Hypudaeus Keys u. Blas.), so die Waldwühlmaus (E. glareolus Schreb.), die an Waldrändern ihr Nest baut, frißt mehr tierische als pflanzliche Nahrung; sie fängt Insekten, Würmer, junge Vögel, benagt aber auch Rinde und frißt Körner, Wurzeln und Knollen. Mit dieser omnivoren Lebensweise stimmt die Tatsache gut überein, daß bei ihr die Wurzeln der Zähne sich im Alter schließen, während die viel mehr der Abnützung unterliegenden Zähne der fast ausschließlich pflanzenfressenden Acker- und Feldmäuse (Arvicola = Microtus arvalis Pallas, agrestis L.) stets nachwachsen und offene Wurzeln haben. Diese Tiere fressen Körner, Wurzeln, Rinden und allerhand andere Pflanzenteile. Da sie bisweilen in ungeheuren Mengen vorkommen, können sie zur Landplage werden und sehr großen Schaden an der Pflanzenwelt anrichten.

Unter den Fledermäusen sind die Megachiropteren oder fliegenden Hunde (Abb. 21) Fruchtfresser. Das ist eine jedem Tropenpflanzer geläufige Tatsache. Die Flughunde kommen meist in großen Flügen vor, welche auf gewissen Bäumen regelmäßig den Tag schlafend verbringen. Vom Schlafbaum aus begeben sie sich in der Abenddämmerung auf die Suche nach Früchten, und wenn ein Flug dieser großen Tiere über einen Fruchtbaum herfällt, so ist er bald abgeleert. Beim Ergreifen der Früchte dient den Tieren ihre weite Mundspalte mit den kräftigen Lippen, vor allem ist dazu die afrikanische Gattung Epomophorus Bennet gut ausgerüstet, deren dehnbare, umfangreiche Lippen ein weites Maul einschließen, das wohl geeignet ist, weiche Früchte zu umfassen und eventuell aus ihnen den Saft zu schlürfen. Beim Zerreiben der Nahrung hilft die Zunge mit. Dieselbe ist vor allem bei den Makroglossen sehr lang, mit verhornten mehrspitzigen Papillen bedeckt, und bildet mit dem von Querleisten durchzogenen Gaumen einen wirksamen Reibapparat. Zunge und Gaumen sind auch bei einer Gruppe der Mikrochiropteren, der gewöhnlichen Fledermäuse, nämlich bei den südamerikanischen Glossophagen ähnlich ausgebildet. Dieselben fressen tatsächlich weiche Früchte und vertreten die fliegenden Hunde in Südamerika; letztere sind nämlich auf die Tropen der alten Welt (mit Ausnahme des größten Teils von Afrika) beschränkt. Es ist leicht zu verstehen, daß diese gefräßigen Fruchtvertilger nur in Tropengegenden leben können, in denen das ganze Jahr hindurch reife Früchte zu finden sind. Im Gegensatz dazu sind ja die winterschlafenden, insektenfressenden Kleinfledermäuse so weit verbreitet, als es genug Insekten für sie gibt, d. h. weltweit. Auf allen ozeanischen Inseln finden sie sich vielfach als einzige Säuger, sie dringen relativ weit polarwärts vor und sind die weitest verbreiteten Säugetiere der Erde.

Selbst unter den Raubtieren gibt es Liebhaber pflanzlicher Nahrung, und gerade unter ihnen finden wir jene Tiere, auf deren Ernährungsweise der Begriff der Omnivorie zuerst begründet wurde. So sind viele der Caniden, wie wir ja von unseren Füchsen und Hunden wissen, gern bereit, pflanzliche Substanzen zu sich zu nehmen. Auch für Dachse, Marder usw. gilt dies. Ausgesprochen omnivor sind viele Bären; zwar der Eisbär (Ursus maritimus L.) ist entsprechend seiner polaren Verbreitung reiner Fleischfresser. Aber die braunen Bären Europas und die schwarzen Bären Amerikas und in noch höherem Maße

die kleinen Hufeisenbären Asiens fressen neben Tieren Früchte und den Honig der Bienen, dessen sie sich in geschickter Weise zu bemächtigen verstehen. Von den kleinen Bärenarten sind manche fast vollkommen für die mehr pflanzliche Nahrung spezialisiert, so die indischen Lippenbären (Melursus ursinus Shaw. = labiatus Blainv.), welche mit ihren kleinen Zähnen, fehlenden vorderen Schneidezähnen, großen beweglichen Lippen und der vorstreckbaren Zunge eine weitgehende Anpassung an ihre aus Insekten, Früchten und Honig bestehende Nahrung zeigen.



Abb. 21. Ceylonische fliegende Hunde (Pteropus edulis L) während des Tagschlafes an einem Baum hängend. Weibchen mit einem Jungen.

Unter den Waschbären, den Procyoniden, sind manche Formen ausschließlich Pflanzenfresser, so die fruchtfressenden Angehörigen der Gattungen Cercoleptes und Bassaricyon, baumbewohnende Tiere, von denen der erstere einen Wickelschwanz und eine lang vorstreckbare Zunge besitzt. Entsprechend der Nahrung haben beide Gattungen ein sehr schwaches Gebiß.

Die reinen Pflanzenfresser und Omnivoren, welche wir bisher betrachtet haben, fraßen ziemlich wahllos die grünen Teile der von ihnen befallenen Pflanzen.

Werfen wir zunächst einmal einen Blick auf diejenigen „Spezialisten" unter den Pflanzenfressern, welche nur gewisse Teile oder Produkte des Pflanzenkörpers zu ihrer Nahrung benutzen. Es gibt ihrer sehr viele, und die Spezialisation geht oft bei ihnen sehr weit; wir werden sehen, daß die Beschränkung auf die eine Sorte von pflanzlicher Nahrungssubstanz oft das ganze Leben der betreffenden Tiere beeinflußt und sie zu sehr eigenartigen Anpassungen zwingt.

Fangen wir gleich mit den unterirdischen Pflanzenteilen an, den Wurzeln, Knollen und Zwiebeln der Pflanzen. Die Liebhaber derselben lassen sich in drei Gruppen einteilen. Erstens gibt es viele unterirdisch lebende Tiere, welche von außen an die Wurzeln gelangen und sie abnagen. Zweitens sind in den unterirdischen Teilen selbst viele kleine Tiere minierend und wühlend tätig. Und drittens haben nicht wenig Tiere, welche selbst oberirdisch leben, die Gewohnheit, sich Wurzeln aus dem Boden auszugraben.

Als Wurzelfresser der ersten Kategorie sind zunächst viele Insekten anzuführen; da wären vor allem die sog. Drahtwürmer zu nennen, die Larven der Schnellkäfer (Elateriden), welche vor allem in jungen Anpflanzungen von Waldbäumen durch das Abnagen der Wurzeln enormen Schaden anrichten. Ähnlich gefürchtet sind viele Rüsselkäfer und Borkenkäfer. So nagt auch die Larve des Maikäfers, der Engerling, die zarten Wurzeln ab und beraubt dadurch die Pflanze derjenigen Organe, welche ihr die flüssige Nahrung zuführen sollten. Sie frißt auch große Wurzeln an und höl nach Taschenberg gelegentlich Kartoffeln vollständig aus. Ganz anders nutzen die zahlreichen an Wurzeln saugenden Schnabelkerfe, also Wurzelläuse, Blattläuse und Cikadenlarven deren Säfte aus. Da sich hre Ernährungsweise von derjenigen der oberirdisch lebenden Formen nicht wesentlich unterscheidet, seien sie hier nur erwähnt. Dagegen wären hier wenigstens zu nennen die Erdraupen der Ackereulen, jener nächtlichen Schmetterlinge aus der Gattung Agrotis (A. segetum Schiff., A. exclamationis L.), welche zum großen Teil unter der Erde leben und an Knospen, Wurzeln und Knollen vielfach großen Schaden anrichten.

Dagegen werden die Regenwürmer immer wieder mit Unrecht der Wurzelbeschädigung beschuldigt. Sie werden wohl nicht selten faulige Wurzelteile aufnehmen, aber wie sie von den oberirdischen Pflanzenteilen die welken stets den frischen vorziehen, so werden sie die lebenswichtigen Teile der Pflanzenwurzeln kaum jemals beschädigen.

Eine relativ wichtige Rolle als Wurzelverderber spielen die Säugetiere, vor allem unterirdisch lebende Nager. Mäuse, Wühlmäuse and andere Formen fressen nicht nur die nährstoffreichen Knollen und Rübenwurzeln, sondern auch die holzigen Wurzeln größerer Gewächse. Als Schädlinge sind besonders zu nennen die sog. Wasserratten (Hypudaeus = Evotomys amphibius L.), die Waldmaus (E. hercynicus Mehlis) und die Feldmäuse. Als besonders interessante Form möchte ich hier die Wurzelmaus (Arvicola oeconomus Pall.) nennen, einen Bewohner Ostsibiriens. Dieses Tier legt sich aus den Wurzeln der gewöhnlichen Wiesenpflanzen (z. B. Knollenknöterich, Kälberkropf, Eisenhut) Vorräte für den Winter an. Sie heben sie in Kammern ihres Baues auf; in einem Bau können 3—4 solche Kammern enthalten sein, und in jeder derselben finden sich 8—10 Pfund wohlgereinigter Pflanzenwurzeln, welche die Mäuse oft weit hergeschleppt haben. Kein Wunder, daß nicht nur Schweine und andere Tiere, sondern auch die Menschen diesen Vorratskammern nachspüren, um sie zum eigenen Nutzen auszuplündern.

Diesen Formen schließen sich die Tiere an, welche oberirdisch leben, aber durch besondere Anpassungen befähigt sind, die Wurzelteile von Pflanzen als Nahrung zu verwenden. Naturgemäß handelt es sich dabei vorwiegend um größere Tiere. So gibt es unter den Vögeln eine ganze Anzahl von Formen, welche durch besondere Anpassungen befähigt sind, Wurzeln auszugraben. Auf S. 56 sind die Köpfe von zwei Papageien abgebildet, deren Schnäbel infolge der spitzen, langgestreckten Form des Oberschnabels von den typischen Papageischnäbeln stark abweichen. So ist der gerade Schnabel des australischen Lichmetis nasica Temm. (Abb. 22B) ein vorzügliches Werkzeug zum Ausgraben von Graswurzeln und Monokotylenzwiebeln. Sehr bemerkenswert ist, daß weit von dessen Wohnort entfernt, in



Abb. 22. Köpfe von vier Papageiarten mit verschiedener Ernährungsweise, die in der Schnabelform und -größe ihren Ausdruck findet.

A **Calaptorhynchus Banksii**, nährt sich von Insektenlarven; *B* **Lichmetis (Cacatua) nasica**, Gras- und Wurzelfresser; *C* **Henicognathus leptorhynchus**, Gras- und Wurzelfresser; *D* **Microglossus aterrimus** Vertilger hartschaliger, großer Nüsse. vgl S. 55 u. 85. Alle verkl. 4/5. Orig. nach der Natur.

Chile, ein anderer Papagei vorkommt (Henicognathus leptorhynchus King. Abb. 22 C), der ebenfalls Graswurzeln aussticht und mit einem ganz ähnlichen Schnabel versehen ist.

Bei den Säugetieren sind die Wurzelfresser meist mit Scharrhänden oder Greiffingern versehen, die es ihnen ermöglichen, zu den Wurzeln zu gelangen. Ich erinnere an die Känguruhratten (Aepyprymnus rufescens, vgl. S. 49), den Beutelbachs (Perameles, vgl. S. 49), den Wombat (Phascolomys). Auch grabende Nager sind hier zu nennen sowie schließlich Affen, von denen besonders die Paviane (z. B. Papio porcarius Bl. in Südafrika) in trocknen steinigen Gegenden die Zwiebeln von Liliaceen und anderen Zwiebelgewächsen mit den Händen ausgraben, um ihr saftiges Fleisch zur Stillung von Hunger und Durst zu genießen.

Alle diese Wurzelfresser sind immerhin nicht ganz einseitige Wurzelspezialisten. Solche finden sich aber in der zweiten Gruppe von Wurzelfressern. Nicht selten finden wir Zwiebeln, Rüben oder Knollen, wenn wir sie aus dem Boden heben, vollkommen zerfressen und im Innern von feinen Gängen durchsetzt. Der Gärtner sagt, solche Wurzeln sind „wurmig". Aber die Würmer werden zu Unrecht beschuldigt; die wurmartig aussehenden Tiere in den Wurzeln sind Larven von Insekten, oft fuß- und augenlose weiße Maden, welche sich verpuppen und dann Fliegen, Käfer, Schmetterlinge liefern. Eine häufig zu sehende Art ist die Rettichfliege (Anthomyia floralis Fall.), deren Larven sich im Mai und Juni im Fleisch des Rettichs, des Radieschens auch des Kohlrabis und im Weißkraut findet. Eine ebenfalls sehr häufige Art ist die sog. Zwiebelmade, die Larve der Zwiebelfliege, welche oft in großen Mengen in den Gartenzwiebeln vorkommt, bis tief ins Innere der Zwiebeln eindringt und deren rasches Verfaulen verursacht.

Die in Wurzeln, Knollen und Zwiebeln lebenden Insektenlarven unterscheiden sich in ihren biologischen Anpassungen, wenn sie in weichen unterirdischen Pflanzenteilen leben, nicht wesentlich von den früchtebewohnenden Formen, wenn sie in holzigen Wurzeln vorkommen, nicht von den holzbewohnenden Formen; deren Anpassungen werden gleich nachher zur Sprache kommen. Vorher sei nur in Kürze erwähnt, daß auch das Mark von Pflanzen, vor allem das saftige, junge Mark seine Liebhaber hat. Von Formen, die für den Menschen von größerer Bedeutung sind, nenne ich hier die gemeine Halmwespe (Cephus pygmaeus L.), welche Roggen und Weizen angreift. Die fußlose, gelbweiße Made dieser kleinen Wespe entsteht aus dem Ei im oberen Teil des Halmes, frißt sich im Lauf der Entwickelung durch den Halm nach unten durch, wobei sie die Zwischenwände der Knoten durchnagt, und langt vor der Ernte in dem untern Teil des Halms an, der beim Abmähen als Stoppel stehen bleibt. Hier verpuppt sie sich und überwintert. Ein Gartenschädling ist die Spargelfliege (Platyparaea poeciloptera Schrank), welche in Spargelzüchtereien manchmal Verwüstungen verursacht. Es ist dies eine Bohrfliege, eine etwa 5 mm große Fliege mit braungefleckten, glashellen Flügeln und einer rostgelben Legeröhre beim Weibchen. Mit derselben legt die Fliege im Frühling ihre Eier hinter die Schuppen der frisch aufgekeimten Spargelköpfe. Die Maden fressen im Mark unregelmäßige Gänge und veranlassen Verkrümmungen und Verkrüppelungen der heranwachsenden Spargelpflanzen. Im August ziehen sich die Larven in der Pflanze tief nach unten, damit die Puppen beim Abfaulen des unterirdischen Stengelteils in die Erde gelangen, wo sie bis zum April des nächsten Jahres ruhen.

Nicht wenige Formen minieren in den ganzen grünen Teilen lebender Äste und Zweige. Als eigenartiger Fall seien hier die zweigbewohnenden Larven tropischer Verwandter unserer räuberischen Cicindeliden genannt. In Indonesien und Brasilien ist nachgewiesen

worden, daß die Larven baumbewohnender Tigerkäfer ihre Gänge in Holz bauen; ja die indonesischen Gattungen (Collyris, Tricondyla) treten stellenweise sogar als Massenschädlinge auf.

Sehr gefährliche Stengelminierer sind ferner z. B. die in Trinidad und Britisch Guyana massenhaft auftretenden Raupen von Castnia licus Dru, welche im Zuckerrohr leben und um so schädlicher wirken, als bei dem gleichmäßigen Klima eine Generation auf die andere ohne Unterbrechung folgt.

Die Holzfresser, welche als Hauptnahrung den schwer aufzuschließenden, an Stickstoff armen Holzstoff der Äste, Stämme und Rinden benutzen, müssen für ihre besondere Lebensweise mit zahlreichen speziellen Anpassungen ausgerüstet sein. Manche dieser Holzbewohner sind wenig wählerisch und leben in allen möglichen Pflanzenteilen. Andere leben ausschließlich in der Rinde, wieder andere nur zwischen Borke und Kambium, während schließlich manche Formen sich durch den Splint und das feste Holz durchzubeißen vermögen. Auch diese letzteren verbringen vielfach eine Periode ihrer Jugend in den äußeren Lagen des betreffenden Stammes, wobei sie sich allmählich durch Rinde, Bast usw. durchfressen. Die Rindenbewohner finden in ihrem Lebensmedium erheblich mehr verwertbare Nahrung als die Bewohner des inneren Holzes. Die Rindenfresser werden vielfach durch ihre Lebensweise auf eigenartigem Wege den von ihnen bewohnten lebenden Gewächsen schädlich. Indem sie ringförmig um junge Äste die Rinde und mit ihr die saftleitenden Bahnen durchfressen, bringen sie den äußeren Teil des Astes zum Absterben. Ja selbst junge Bäume können auf diese Weise ganz abgetötet werden. Bei uns leben in dieser Weise die Larven vieler Prachtkäfer (Bupestiden). Ein so wirkender, sehr gefürchteter Schädling ist der Kakaokäfer (Steirastoma depressum L.), der vor allem in den amerikanischen Kakaoplantagen großen Schaden anrichtet, wovon ich mich in Westindien selbst überzeugen konnte.

Alle diese „Holzminierer" haben das gemeinsam, daß sie sich durch das Holz hindurchfressen. Sie bauen also ihre Gänge während der Nahrungsaufnahme, wenn man so sagen will „unwillkürlich". Indem sie sich weiterfressen, wachsen sie; der Gang, den sie hinterlassen, ist also am Anfang enger als am Ende. Mit den Mundwerkzeugen zermahlt das Tier das vor ihm liegende feste Holz, benutzt in seinem Körper einen Teil davon zu seiner Ernährung und läßt den Rest als „Wurmmehl" hinten zu seinem Körper wieder hervortreten; wie Graber sich ausdrückt, das ganze mühsame Tun dieser Tiere läuft darauf hinaus, „daß sie eine Strecke Holz in Mist verwandeln."

Die Holzminierer sind fast ausschließlich Insekten; wir haben zwar früher unter den Wassertieren schon einige holzminierende Crustaceen und Mollusken kennen gelernt, aber unter den Landtieren kommen hier für uns nur Insekten in Betracht. Indem sich diese Tiere durch das Holz hindurchfressen, leben sie oft in einer außerordentlich trocknen Umgebung, und mit ihrer Nahrung nehmen sie kein Wasser auf. Es ist bekannt, daß solche Holzfresser manchmal aus ganz altem, ausgetrocknetem Holz hervorkommen. Die „Totenuhr" und andere Ptinusarten sind Käfer, welche mit Vorliebe in ganz alten, ausgetrockneten Möbeln leben und dieselben „wurmstichig" machen. Mehlwürmer leben in ganz trocknem Mehl, Borkenkäfer in ganz trocknen Rinden, und das Holz, welches von Bockkäfern, Holzwespen usw. gebohrt wird, macht ebenfalls einen ganz trocknen Eindruck. So ist man zu der Annahme gelangt, daß diese Tiere vielleicht bei der Zerlegung ihrer trocknen Nahrung bei der Verdauung eventuell das Wasser, dessen sie bedürfen, selbst durch einen chemischen Prozeß frei machen oder erzeugen. Berger, welcher diese Frage genauer untersuchte,

stellte fest, daß Tenebriolarven allerdings gegen Wasserverlust außerordentlich gut geschützt sind, so daß sie in einem absolut wasserfreien Medium leben können, ohne von ihrem Wasserbesitz abzugeben. Aber er konnte keinerlei Stütze für die Annahme finden, daß die Tiere aus ihrer Nahrung durch Verbrennung etwa Wasser frei machten. Im Gegenteil er fand, daß die Wachstumsvorgänge bei ihnen, wie bei den anderen Tieren, stets an direkte Wasseraufnahme gebunden sind. Und so können wir für unsere Holzbewohner wohl auch mit Recht annehmen, daß ihnen im Holz unter natürlichen Verhältnissen stets die nötigen Wassermengen zur Verfügung stehen. Im Holz wird wohl in den meisten Fällen genügend Feuchtigkeit angesaugt werden können, und vielleicht ist auf den Wassermangel die verzögerte Entwickelung der Tiere, über welche berichtet wird, zurückzuführen. Übrigens findet man in vielen Fällen beim Öffnen der Bohrgänge das Bohrmehl feucht.

Bei vielen Holzbohrern findet man den Fraßkanal hinter dem Tier ziemlich vollkommen von dem Bohrmehl ausgefüllt. Das zeigt uns, daß die aufgenommene Substanz zum größten Teil unausgenutzt wieder abgegeben wird. Solche Formen sind die Holzwespen oder die Werkholzkäfer (Totenuhr, Anobium pertinax L. u. andre Arten). Letztere bohren bekanntlich in alten Möbeln, Bilderrahmen usw. und verursachen an diesen oft eine siebartige Durchlöcherung mit kleinen runden Öffnungen, aus denen das Bohrmehl hervorsickert. Bei den Blattminierern, welche wir oben (S. 43) besprachen, fanden wir dagegen lange Strecken des Ganges leer, und nur hier und da fanden sich, entsprechend der größeren Ausnutzbarkeit der Blattsubstanz, kleine Kothäufchen. Auch bei manchen Borkenkäfern ist die Ausnutzung eine größere; so hat Escherich nachgewiesen, daß einige Holzborkenkäfer ihren eigenen Kot noch einmal fressen. Auf welchem eigenartigen Weg eine ganze Anzahl von Insekten die Pflanzensubstanz in sehr vollkommener Weise auszunutzen verstehen, das werden wir unten (S. 66) ausführlicher zu erörtern haben. Hier sei zunächst die Lebensweise einiger Holzbohrer kurz geschildert. Die Weibchen der Insekten, deren Larven im Holz leben, sind so gut wie immer mit einem Legebohrer versehen, mit welchem sie die Eier so tief wie möglich in die Holzsubstanz versenken. Meist genügt schon eine ziemlich oberflächliche Unterbringung, die jungen Larven fressen sich durch die weichen äußeren Lagen der Pflanze hindurch, um dann im inneren Holz ihre Hauptlebenszeit zu verbringen. Im Anfang erweitert sich der Fraßgang rasch, entsprechend dem Wachstum des jungen Tieres, dann wird die Zunahme des Lumens eine sehr langsame; der Gang durchzieht bei den Formen, die wir jetzt im Auge haben, z. B. holzbohrenden Schmetterlingsraupen (Weidenbohrer, Sesien), Bockkäfern, Holzwespen, in ziemlich regelloser Weise das Holz. Schließlich nähert sich der Gang wieder der Oberfläche der Pflanze; nahe der Rinde oder in derselben erweitert sich nun der Gang plötzlich sehr stark. Es ist dies die Stelle, an welcher die Puppenwiege angelegt wird; das Tier verpuppt sich an einer Stelle, an der es zwar vor den Unbilden der Witterung und vor Feinden noch gut geschützt ist, von der aus es aber mit Leichtigkeit in die freie Luft geraten kann, wenn der große Augenblick gekommen ist, in welchem die Imago aus der Puppenhülle schlüpft.

Der Schaden, den die sich entwickelnden Borkenkäfer dem Holz der Bäume zufügen, erhält einen besonderen Charakter durch die Tatsache, daß der Mutterkäfer vor der Eiablage mit seinem ganzen Körper in die befallene Pflanze eindringt. Käfer und Larven fressen beide an der Substanz der Bäume, so daß bald einmal die einen, bald die andern den größeren Schaden anrichten. Die Pflanzen, die befallen werden, sind zwar in vielen Fällen durch andere Feinde schon geschädigt, aber die Borkenkäfer befallen auch vollkommen gesunde Bäume und machen diese erst krank.

Manche Borkenkäferarten finden die geeignete Nahrung und die sonstigen geeigneten Lebensbedingungen in verschiedenen Baumarten, sie sind also polyphag, während andere nur auf eine einzige Pflanzenart angewiesen sind und somit als monophag zu bezeichnen sind.

Das Eindringen der Käfer in die Pflanzen findet von der Rinde her statt, durch welche das Tier einen kreisrunden Eingang nagt. Und zwar findet das Eindringen bei uns zu Lande im Frühjahr und Sommer statt. Manche Arten überwintern im ausgewachsenen Zustand außerhalb der Bäume; solche können frühzeitig im Lenz zum Schwärmen gelangen. Andere Arten schlüpfen erst im Frühjahr oder Sommer aus ihren Puppen; sie schwärmen also erst später im Jahr.



Abb. 23. Fraßgänge von Ips typographus (L.) am Stamme einer Fichte. Verkl. $^{11}/_{12}$. Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

Männchen und Weibchen der Borkenkäfer sind beide imstande, die Bohrlöcher zum Eindringen zu nagen. Je nach den Gewohnheiten der Art ist es das eine oder das andere Geschlecht, welches den Angriff auf den Baum eröffnet.

Die schwärmenden Käfer, die oft in ungeheuren Massen vorhanden sind, so daß sie zu Hunderten bei hellem, warmem Sonnenschein in den Mittags- und Nachmittagsstunden die Stämme bedecken können, suchen die ihnen zusagenden Bäume auf und beginnen sich einzubohren, um im Innern des Baumes die Fortpflanzungsgeschäfte einzuleiten. Das erste Bohrloch zeigt uns in der Art seines Verlaufs, vor allem in der Färbung der herausgeworfenen Nagespäne (braun oder weiß), welcher der beiden großen biologischen Gruppen der Borkenkäfer unserer Art angehört. Wir unterscheiden nämlich Rindenbrüter und Holzbrüter. Bei ersteren verläuft das Bohrloch nur so lange senkrecht zur Oberfläche der Rinde, bis es auf das Holz stößt. Dann biegt es senkrecht ab, und die weiteren Gänge werden parallel der Rinde gebohrt, zwischen Rinde und Holz; dabei wird bei manchen Arten Rinde und Holz gleichmäßig in Mitleidenschaft gezogen, bei anderen verlaufen die Gänge vorwiegend oder ausschließlich im Holzteil, wieder bei anderen im Rindenteil des Grenzbezirks. Meist findet man bei Ablösung der Rinde die Figuren der Fraßgänge gleichmäßig im Holz- und Rindenteil eingesenkt. Bei den Holzbrütern dringt das erste

Bohrloch gleich tiefer in das Holz ein, um daselbst mannigfache Verzweigungen oder Erweiterungen zu erfahren.

Die Fraßgänge zeigen nun, wenn wir sie später, etwa wenn sie von der Brut schon verlassen sind, untersuchen, sehr merkwürdige, nicht selten auffallend regelmäßige Anordnungen. Sie sehen oft aus wie fast an Ornamente erinnernde Zeichnungen. Die größere oder geringere Regelmäßigkeit des Bildes ist auf die größere oder geringere Planmäßigkeit zurückzuführen, welche jeweils dem Verlauf des Brutgeschäfts zugrunde liegt.



Abb. 24. Stammstück der Esche von den Fraßgängen von Hylesinus fraxini Panz. vollkommen bedeckt. Verkl. $^{4}/_{5}$.
Photographie von Forstamtsassessor Scheibter.

Denn, wenn die erwachsenen Käfer auch vielfach den größten Teil ihres Lebens im Holz zubringen und daselbst ihre Nahrung finden, so ist doch Wesen und Gefährlichkeit des Borkenkäferfraßes durch seine Beziehungen zum Fortpflanzungsgeschäft bedingt. Das Aussehen der Gänge wird durch die besondere Fortpflanzungsbiologie der Arten bedingt, so daß jede Käferart mit großer Konstanz die gleiche Anordnung derselben immer wieder zeigt. Ein guter Kenner der Borkenkäfer wird immer aus den Fraßgängen und der Art des befallenen Baumes die Borkenkäferart zu bestimmen vermögen, auch wenn ihm das Tier selbst nicht vorliegt. Wie das zusammenhängt, soll in folgendem bei einigen Arten gezeigt werden.

Wir wollen als Beispiel zunächst eine Form betrachten, deren außerordentlich regelmäßige Fraßfiguren sie als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen geeignet erscheinen lassen. Es ist dies der kleine, bunte Eschen-Bastkäfer, Hylesinus fraxini Panz. Dieser Käfer kommt vorwiegend auf der gemeinen Esche (Fraxinus excelsior L.) vor, geht aber auch an einige andere Bäume, so im Süden an Ölbäume. Schälen wir einen befallenen Eschenast ab, so tritt uns ein äußerst charakteristisches Bild entgegen (Abb. 24). Wir sehen die Oberfläche des Holzes von kurz gestielten, gegabelten Gängen bedeckt, von denen — senkrecht aus ihnen entspringend — eine Menge so ziemlich parallel verlaufender Seitengänge ausstrahlen. Die Hauptgänge verlaufen am aufrechtstehenden Stamme wagrecht, die Seitengänge senkrecht. An dünneren Stämmen zeichnet sich die Fraßfigur im Holz ebenso tief ab wie in der Rinde; nur an starken Stämmen mit dicker Rinde liegt der lichte Raum des Ganges, hauptsächlich in letzterer. Die Gänge geben uns tatsächlich ein Bild der Fortpflanzungsbiologie des Käfers, die folgenden Ablauf nimmt.

Beim Schwärmen — nicht allzu früh im Jahr, im April oder Mai — frißt sich zunächst das Weibchen von außen her senkrecht in die Rinde hinein. Im Bohrloch wird es

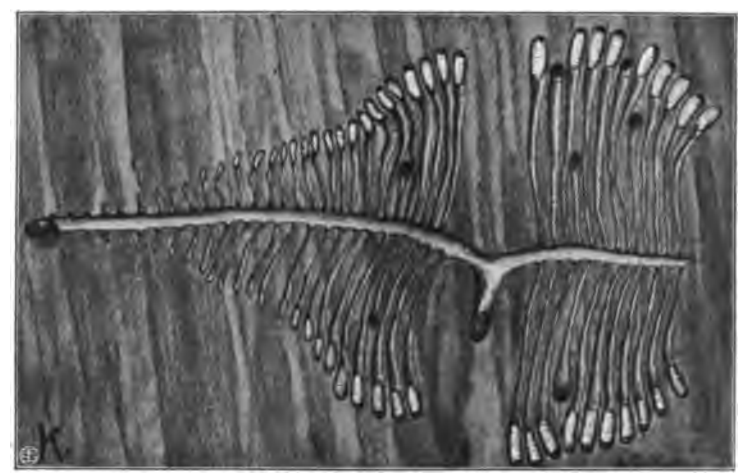


Abb. 25. Mutter- und Larvengänge des Eschenbastkäfers (Hylesinus fraxini Panz.) während der Entwickelung. Verkl. ⁴/₅. Orig. nach der Natur.

von dem Männchen aufgesucht, welches nunmehr als getreuer Ehegenosse bei dem Weibchen bleibt. Das Weibchen wird vom Männchen begattet und ist nun bereit, das Brutgeschäft zu beginnen. Man nimmt an, daß es ausschließlich oder vorwiegend das Weibchen ist, welches nun von der Stelle aus, an welcher das Bohrloch auf das Holz des Baumes stieß, die sog. Muttergänge zu fressen beginnt. Zunächst nagt es nach der einen Seite, dann nach der andern Seite einen **wagrechten** Gang an der Grenze von Holz und Rinde. Man spricht daher von „doppelarmigen Wagegängen mit kurzer mittlerer Eingangsröhre". Sie messen 5—8 cm in der Länge.

Während die Mutter den Wagegang aushöhlt, nagt sie in ziemlich regelmäßigen Abständen oben und unten, also rechts und links von ihrem Weg kleine Nischen, die sog. Eigrübchen, in deren jedes sie je ein Ei legt. Aus den Eiern kriechen nach einiger Zeit kleine weiße fußlose Larven aus, welche alsbald selbst das Holz zu benagen beginnen. Sie fressen sich einen Weg durch dasselbe, und da sie beim Vorwärtswandern mit der Zeit in-

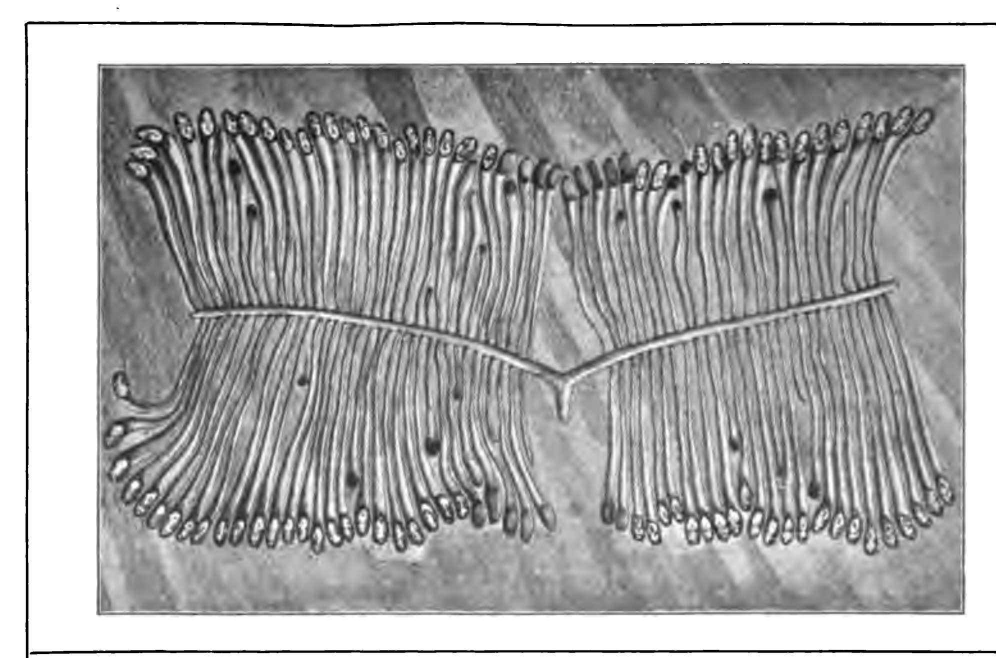


Abb. 26. Fraßgänge von Hylesinus fraxini Fabr. aus der Esche.
Fertiger Fraß mit Puppen in den Puppenwiegen. Orig. nach der Natur.

folge der Nahrungsaufnahme wachsen, so wird ihr Gang mit dem Fortschreiten weiter. Diese Gänge, die sog. Larvengänge, stehen senkrecht auf dem von der Mutter genagten Muttergang; somit verlaufen sie so ziemlich parallel zueinander, und nur gegen das Ende des Ganges zu haben sie vielfach eine rosettenförmige Anordnung.

Die Gänge verdicken sich an ihrem Ende keulenförmig; hier nagt sich nämlich die erwachsene Larve ihre **Puppenwiege**. Diese dringt mit einer runden Öffnung oft ziemlich tief ins Holz ein. Wenn der Käfer aus der Puppe ausschlüpft, was im Sommer oder Herbst geschieht, so nagt er sich von seiner Puppenwiege aus ein rundes Loch direkt zur Oberfläche der Rinde. Durch dies „Flugloch" verläßt er seine Geburtsstätte.

Wie an den Abb. 25 und 26 zu sehen ist, bieten die Fraßgänge je nach dem Stadium der Entwickelung ein verschiedenes Bild. Ist die Mutter noch beim Eierlegen, so sind die in ihrer Nähe befindlichen, dem Ende des Mutterganges genäherten Larvengänge noch kurz, die rückwärts von ihr gelegenen werden allmählich länger.



Abb. 27. Ausfluglöcher der Jungkäfer von *Hylesinus fraxini* Panz. aus der Rinde einer Esche.
Verkl. 4/5. Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

Ist das Brutgeschäft seinem Ende nahe, so sind alle Larvengänge annähernd gleich lang. Die Käfer verlassen ungefähr in derselben Periode ihre Puppenwiegen, und da die Bäume oft stark befallen sind, so kann es vorkommen, daß die Rinde siebartig von ihren Fluglöchern durchbohrt wird. An einem Stamm von 2 m 80 cm Länge und einem untern Umfang von 60 cm, einem oberen von 32,5 cm hat man 24000 Fluglöcher berechnet. Auf einem qdcm fanden sich bis 262 Ausflugsöffnungen (vgl. Abb. 27). Daraus kann man sich eine Vorstellung von dem Schaden machen, den diese Tiere den Bäumen zufügen. Übrigens

ist hervorzuheben, daß alle diese Borkenkäfer im erwachsenen Zustand das Holz nur zernagen, nicht fressen; nur die Larven verwenden das Holz wirklich zu ihrer Ernährung.

Der bunte Eschenbastkäfer hat im Jahre je nach den klimatischen Verhältnissen seines Vorkommens 1—2 Generationen. Er schwärmt im April bis Mai und eventuell ein zweites Mal im August. Die Tiere überwintern als fertige Käfer. Und zwar tun sie das in besonderen Überwinterungsgängen, welche eine unregelmäßige Gestalt haben und sich in der Nähe von Ästen oder Aststellen finden.

Abb. 28. Fraßgänge von Eccoptogaster scolytus F. im Stamm einer Ulme. Verkl. 2/3. Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

Aus diesem Beispiel des bunten Eschenbastkäfers können wir mit Klarheit entnehmen, wie das Fraßbild und damit die Einwirkung des Käfers auf die Pflanze auf die kombinierte Tätigkeit von erwachsenen Tieren und Larven zurückzuführen ist. Wir können aus dem Fraßbild ein gutes Stück der Biologie der jeweils vorliegenden Art ablesen. Hier wollen wir nur noch einige der vielen in der Natur vorkommenden Möglichkeiten kurz erwähnen.

Die Muttergänge sind entweder linear oder unregelmäßig. In unregelmäßigen Gängen legen die Weibchen ihre Eier in Klumpen in den Gang selber ab; es entstehen dann nicht die regelmäßigen Figuren, wie bei Einzelablage der Eier in gesonderten Grübchen, sondern die Larven graben kreuz und quer durcheinander gehende Gänge; manchmal bleiben sie auch dicht beieinander und arbeiten dann gemeinsam an einem weiten sog. Familiengang. Bei den regelmäßigen linearen Gängen unterscheidet man, je nachdem vom Eingangsloch ein oder mehrere Gänge abgehen, einarmige und mehrarmige Muttergänge. Während also z. B. Hylesinus fraxini Fabr. Abb. 24—26 zweiarmige Muttergänge gräbt, zeigt uns Abb. 28 bei Eccoptogaster scolytus F. einen einarmigen Muttergang. Und zwar handelt es sich beim Eschenbastkäfer um wagrecht verlaufende Muttergänge, sog. Wagegänge oder Quergänge. Bei Ips typographus L., unserem großen Fichtenborkenkäfer, sind die ein- oder mehrarmigen Muttergänge jedoch senkrecht verlaufend; d. h. sie sind parallel der Längsachse des aufrechten Baumstamms. Man spricht daher von Lotgängen bzw. Längsgängen. Von ihnen gehen die Larvengänge in wagrechter Richtung ab, also in Gürtellinien um den Stamm verlaufend (vgl. Abb. 23).

Am Ende der Flügeldecken finden sich bei vielen Borkenkäfern kleine stachelartige Strukturen; das ganze Hinterende des Körpers ist eigenartig keilförmig abgestutzt. Man

bringt diese Formeigentümlichkeiten in Zusammenhang mit dem Hinausschaffen des Bohrmehls aus den Gängen, welches die Käfer rückwärts gehend mit dem Hinterende hinausschieben; dabei würden ihnen jene Rauhigkeiten usw. sehr vorteilhaft sein. Charakteristischerweise fehlen sie den Arten, welche Lotgänge bauen, aus denen das Bohrmehl von selbst herausstäuben kann; sie sind nötiger und vorhanden bei Arten, die Wagegänge und vor allem bei solchen, die Sterngänge anlegen (Tomicusarten).

Gerade die Fraßgänge des Fichtenborkenkäfers, des gemeinen „Buchdruckers", sind jedem von uns wohlbekannt. Jedermann hat schon beim Ablösen der Rinde einer Rottanne oder Fichte die schönen regelmäßigen Figuren angeschaut und aus den Larvengängen das dunkelbraune, wie Schnupftabak aussehende Fraßmehl herausgeklopft. Untersuchen wir diese Gänge genauer, so erkennen wir an ihnen einige Besonderheiten, welche uns auf einige wichtige biologische Tatsachen aufmerksam machen (Abb. 28).

Zunächst bemerken wir, daß die Fraßgänge fast ganz in der Rinde verlaufen, die Puppenwiegen sind tief in der Rinde eingesenkt. An den Muttergängen nehmen wir außer dem primären Bohrloch, auch ehe die jungen Käfer ausgekrochen sind, einige nach außen führende Löcher wahr, die auch sonst bei andern Borkenkäferarten regelmäßig vorkommenden sog. Luftlöcher. Auf deren Bedeutung werden wir gleich zurückkommen.

Ferner fällt uns an dem abgelösten Rindenstück auf, daß jedesmal etwa in der Mitte seines Verlaufs der Muttergang auf eine kurze Zeit verschwindet, d. h. er senkt sich ganz in die Rinde ein. Heben wir mit dem Federmesser die dünne Lamelle der innersten Rindenlage ab, welche das Lumen des Gangs an dieser Stelle überbrückt, so bemerken wir unter ihr eine Erweiterung des Muttergangs. Es ist dies die sog. „Rammelkammer".



Abb. 29. Fraßgänge von Scolytus multistriatus Marsh. an einem Ulmenästchen. Verkl. 11/12. Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

Abb. 30. Sterngänge in einem Kiefernästchen gefressen von Pityophthorus micrographus L. Verkl. 11/12. Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

So nennt man nämlich den Ort, an welchem Männchen und Weibchen zum Zweck der Begattung zusammenkommen. Es wird angegeben, daß es die Männchen sind, welche bei vielen Formen das erste Bohrloch nagen. Wohl durch Vermittelung des Geruchssinnes angelockt, folgt ihnen das Weibchen, und nachdem es begattet ist, baut es die Muttergänge

und legt seine Eier ab. Männchen und Weibchen findet man dauernd gemeinsam in ihrem „Bau". Hier haben wir also einen Fall von Dauerehe bei niederen Tieren.

Diese Ehe ist nicht immer monogam, sie kann auch polygam sein. Auch diese biologische Besonderheit findet am Fraßbild ihren Ausdruck. Ist nämlich bei manchen Arten das Männchen unter die Rinde eingedrungen, so folgen ihm mehrere Weibchen nach. Indem jedes von ihnen seinen gesonderten Muttergang baut, entstehen jene eigenartigen Sterngänge, wie sie z. B. bei Tomicus (Pityophthorus) micrographus Gyll. (Abb. 30), T. bidentatus Hbst. u. a. vorkommen.

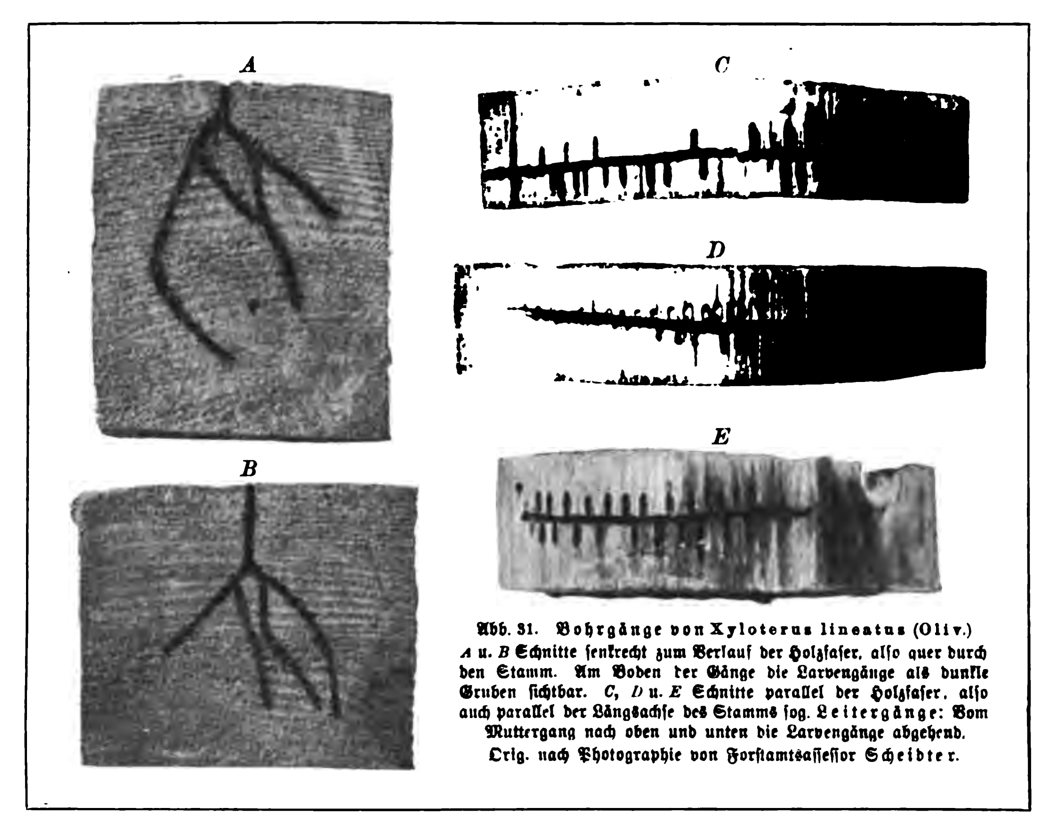


Abb. 31. Bohrgänge von Xyloterus lineatus (Oliv.) *A* u. *B* Schnitte senkrecht zum Verlauf der Holzfaser, also quer durch den Stamm. Am Boden der Gänge die Larvengänge als dunkle Gruben sichtbar. *C*, *D* u. *E* Schnitte parallel der Holzfaser, also auch parallel der Längsachse des Stamms sog. Leitergänge: Vom Muttergang nach oben und unten die Larvengänge abgehend. Orig. nach Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

Nicht alle rindenbrütenden Borkenkäfer schaden den Pflanzen nur durch den Fraß unter der Rinde; manche gehen im erwachsenen Zustand an die jungen Triebe von Nadelhölzern, andere leben in krautigen Pflanzen, andere gehen an Wurzeln usw.

Größtes Interesse beansprucht aber die Ernährungsbiologie der holzbrütenden Borkenkäfer. Bei ihnen sind in vielen Fällen die Weibchen allein die Verfertiger der ganzen Muttergänge. Vielfach sind nämlich bei ihnen die Männchen flugunfähig. Da findet denn die Begattung kurz nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe statt, in den alten Muttergängen, in welchen die Larven selbst herangewachsen waren. In anderen Fällen, z. B. bei der Gattung, Monarthrum bauen Männchen und Weibchen in gemeinsamer Arbeit die Brutgänge. Ja bei manchen Formen ist sogar Arbeiten mehrerer Paare an einem komplizierten kolonialen Galeriensystem mit gemeinsamem Bohrloch angegeben, z. B. bei dem amerikanischen Xyloterus retusus Lec. Bei Xyloterus lineatus (Oliv.), einer Art, die in Nadelholz vorkommt, bohrt das Weibchen in den befallenen Stamm zunächst eine senkrecht durch die Rinde in das Holz eindringende Röhre, wobei sie also sich durch eine

ganze Anzahl von Jahresringen hindurcharbeiten muß. Gewöhnlich verzweigt sich diese Röhre nach einigem Verlauf in mehrere Äste. Wie ein solcher Muttergang aussieht, kann man also an Querschnitten durch den Stamm erkennen (vgl. Abb. 31 A u. B). Betrachtet man einen solchen Querschnitt auf der Abbildung genauer, so bemerkt man am Boden des Mutterganges dunkle Stellen, Eingänge von Seitenkanälen. Was diese zu bedeuten haben, erkennt man an einem einen Muttergang längs treffenden Längsschnitt durch den Stamm. Da sieht man Seitengänge in kurzen Abständen nach oben und unten abgehen, welche dem Fraßbild das charakteristische Aussehen einer einbaumigen Leiter verschaffen. Man spricht daher von Leitergängen (Abb. 31 C, D, E).

Die Sprossen dieser Leiter sind die Larvengänge. Indem die Mutter nämlich ihre Gänge ins Holz hineinfrißt, legt sie während des Vorschreitens abwechselnd an die Ober- und Unterseite des Stollens in ausgenagte kleine Einischen je ein Ei ab. Nun fressen die heranwachsenden Larven in der Richtung der Holzfaser, also stets nach oben und nach unten, senkrecht vom Muttergang abgehend, ihre Larvengänge, die nur eine Länge von etwa 5 mm erreichen. Sie dienen in ihrer ganzen Ausdehnung bei der Metamorphose als Puppenwiege; dabei liegt die Puppe stets mit dem Kopf dem Muttergang zugewandt, ist aber von ihm durch eine dünne Scheidewand getrennt, welche noch durch Exkremente der Larve verstärkt wird.

Abb. 31. Xyleborus saxeseni Ratzeb. Bohrgänge in Erlenholz. A u. B Mutterkäfer beim Einbohren; C, D u. E Bruthöhlen. Alle Schnitte parallel der Holzfaser.
Orig. nach Photographie von Forstamtsassessor Scheidter.

Obwohl solche Käfer, wie z. B. die hier unserer Schilderung zugrunde gelegte Art, meist nicht über den Splint hinausbringen, und obwohl ihre Larven so wenig Holz fressen, sind sie doch dadurch wirtschaftlich schädlich, daß ihre Fraßgänge das Holz für feinere Arbeiten unbrauchbar machen.

Aber wie wir sahen, fressen ihre Larven, verglichen mit denjenigen der rindenbrütenden Borkenkäfer, nur minimale Quantitäten vom Holz der befallenen Bäume. Bei anderen holzbrütenden Formen fressen die Larven überhaupt keine eigenen Larvengänge. Zwar bei manchen Formen, z. B. bei Xyleborus saxeseni Ratzeb., kann man nur nicht deutlich unterscheiden, welcher Teil des erweiterten Ganges vom Muttertier und welcher von den Larven ausgefressen ist. Auch hier frißt sich nämlich, wie auf Abb. 32 A u. B erkennbar ist, das Muttertier zuerst senkrecht ins Holz hinein. Nach einer gewissen Strecke verzweigt sich die Röhre, da das Weibchen nun parallel den Jahresringen in deren weichstem Teil die eigentlichen Brutröhren ausfrißt. An deren Ende, in einer Ausweitung, legt sie ihre Eier ab. Die Larven bleiben nach dem Auskriechen in einer einheitlichen Familienhöhle beieinander, welche in der Richtung der Holzfaser, im weichen Teil des Jahresrings oft

fingerbreit wird; ihr Lumen bleibt aber im Querschnitt stets sehr eng. Die Höhle ist durch die vereinigte Fraßtätigkeit von Mutter und Larven entstanden.

Die Quantitäten von Holz, welche bei solchen Arten die Larven verzehren, können nur sehr klein sein. Nun gibt es aber Formen von holzbrütenden Borkenkäfern, bei denen es gar keinen Larvenfraß im Holz gibt. Die ganzen Gänge sind bei solchen Formen Muttergänge, und zwar sind es bei manchen Formen, wie bei Xyleborus monographus Fabr. einfache, sich gabelnde Muttergänge, oder aber es gehen von dem senkrechten Bohrloch den Jahresringen folgende Gabelgänge ab, auf denen senkrecht sekundäre Brutröhren stehen, die also ähnlich wie die Larvengänge bei den Leitergängen des Xyloterus lineatus (Oliv.) Abb. 31 verlaufen. Das ist z. B. bei Xyleborus dispar Fabr., einer in Europa und Nordamerika an Obstbäumen und Koniferen sehr schädlichen Art, der Fall. Aber an all diesen Gängen haben die Larven nicht aktiv fressend mitgebaut. Die Eier werden vom Muttertier im von ihm genagten Gang klumpenweise abgelegt; die auskriechenden Larven leben im Lumen des Gangs, ohne ihn zu erweitern, verpuppen sich da, ohne besondere Puppenwiegen anzulegen. Man kann in den Gängen nebeneinander Larven, Puppen und fertige Käfer vorfinden. Auch werden keine Fluglöcher genagt, sondern die fertigen Käfer verlassen den Bau auf demselben Weg, auf dem ihre Mutter eindrang, nämlich durch Brut- und Eingangsröhren und schließlich durch das primäre Bohrloch.

Was fressen aber alle diese Tiere, welche oft in wimmelnder Menge den Bau bevölkern? Wenn der holzbrütende Borkenkäfer in einen Baum eindringt, so rieselt aus dem Bohrloch weißes Holzmehl heraus, ein Zeichen, daß hier im Holze selbst gearbeitet wird, während bei den rindenbrütenden Formen braunes Holzmehl zum Vorschein kommt. Wenn wir aber das Holz durchschneiden, und den mit Brut besetzten Gang untersuchen, so ist er auffallend schwarz und sieht aus, als wäre er mit einer glühenden Nadel ins Holz gebrannt.

Es überzieht nämlich eine schwarzbraune Kruste die Innenwand der Gänge. Man glaubte, deren Masse früher auf Ausschwitzung von Säften des Holzes zurückführen zu müssen, und Schmidberger, welcher sie schon 1836 entdeckte, glaubte, daß sie von den Mutterkäfern zur Nahrung für die Larven verarbeitet werde, und nannte sie Ambrosia. Th. Hartig konnte 1844 feststellen, daß der braune Überzug der Gangwand ursprünglich weiß ist, und daß er aus einem Pilzrasen bestehe, der sich im Lauf der Entwicklung schwarz und braun verfärbe. Erst in neuerer Zeit hat man begonnen, diesen interessanten Tatsachen wieder mehr Aufmerksamkeit zu schenken, und es hat sich folgendes feststellen lassen.

Hubbard und Neger, ersterer in Nordamerika, letzterer in Deutschland, haben gefunden, daß die sog. Ambrosiapilze tatsächlich regelmäßig in den Gängen gewisser holzbrütender Borkenkäfer vorkommen. Und zwar handelt es sich um verschiedene Arten von Pilzen, welche jeweils mit den Käferarten in einem engeren Verhältnis stehen. So findet sich in den Gängen von Xyloterus saxeseni Ratzeb. stets derselbe Pilz, einerlei, in welcher der zahlreichen Arten von Laubbäumen, die dieser Käfer befällt, er gerade vorkommt. In den Gängen anderer Käferarten finden sich jedoch andere Pilze.

Sie alle zeichnen sich aber durch eigenartige Bildungen am Mycel aus. Und zwar finden wir bei verschiedenen Käfern verschieden ausgebildete Pilze: bei all jenen mit primitiv entwickelter Brutpflege finden wir andere Bildungen an den Pilzen als bei jenen mit komplizierterer Brutpflege. Also z. B. bei Xyloterus saxeseni Ratzeb. finden wir in jenen eigentümlichen, weiten Brutkammern, in denen die sämtlichen Larven zusammenleben und fressen, am Pilzgeflecht aufrechtstehende Fäden, an deren Ende oder an deren Verzweigungen

kugelig angeschwollene Zellen sitzen (Abb. 33 A). Das ist bei allen Scolytiden mit Familienbruträumen der Fall, also bei europäischen und amerikanischen Arten von Xyleborus und Platypus usw. Bei den Käfern mit getrennten Larvenwiegen, wie den oben erwähnten Xyloterus lineatus (Oliv.), X. dispar. Fabr., X. monographus Fabr., auch den amerikanischen Arten der Gattungen Corthylus, Monarthrum usw., bei denen auch eine viel sorgfältigere Brutpflege in der Larvenzeit selbst stattfinden soll, bilden die Pilzfäden Reihen von mehr oder weniger kugeligen Zellen, welche in Haufen von unregelmäßigem Umriß beisammen liegen (Abb. 33 B u. D).

Diese kugligen Endzellen der Fäden bezeichnet man als Ambrosiazellen; Neger hat nachgewiesen, daß sie nicht Fortpflanzungskörper der Pilze sind, wie Hubbard annahm, sondern Zellen besonderer Art, vielleicht etwas Ähnliches, wie wir es nachher bei Termiten- und Ameisenpilzen kennen lernen werden. Bei Xyloterus Saxeseni Ratzeb. sind die Ambrosiazellen gestielte Kugeln, während sie bei X. lineatus (Oliv.) und X. dispar Fabr. moniliaähnliche Zellreihen bilden. Vgl. hierzu auch S. 77.

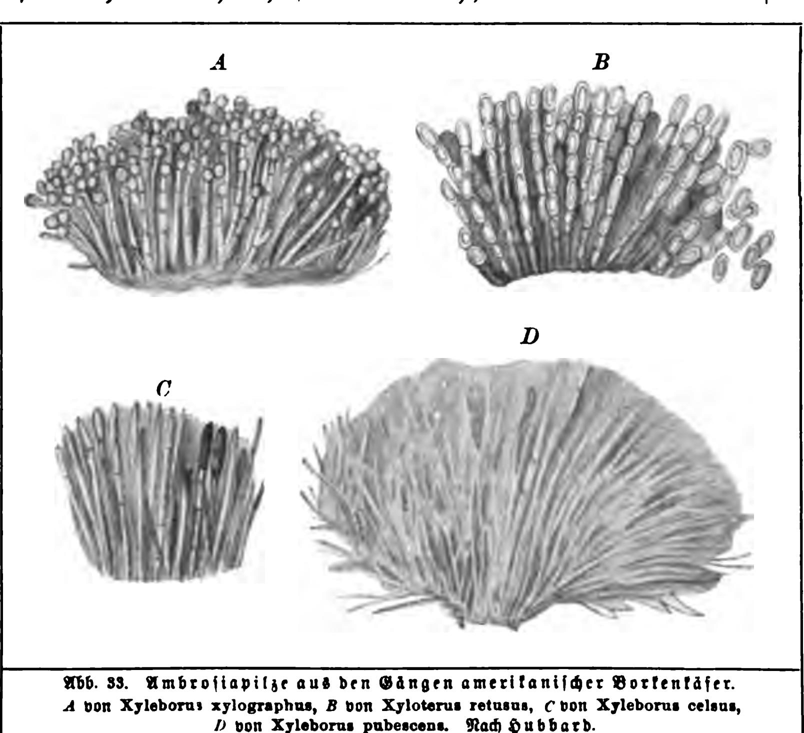


Abb. 33. Ambrosiapilze aus den Gängen amerikanischer Borkenkäfer. *A* von Xyleborus xylographus, *B* von Xyloterus retusus, *C* von Xyleborus celsus, *D* von Xyleborus pubescens. Nach Hubbard.

Die Ambrosiazellen dienen nun tatsächlich den Käfern und ihren Larven als Nahrung; Escherich hat direkt beobachtet, wie sie abgeweidet wurden. Wie wir schon oben erwähnten, leben nun die Larven mancher Arten wie z. B. von Xyloterus lineatus (Oliv.) teils von Holz, teils von Ambrosiazellen; andere Arten, wie X. dispar Fabr. fressen jedoch ausschließlich Ambrosiazellen. Hubbard hat angegeben, daß die jungen Larven nur die eigentlichen, zarten Ambrosiazellen fressen, während die älteren Larven und erwachsenen Käfer den ganzen Pilzrasen bis zum Grund abweiden; derselbe wächst sehr bald nach. Wir verstehen also, wie trotz geringer Vertilgung und Beschädigung des an Stickstoff so armen Holzes die großen Mengen von Individuen aus den kleinen Bruträumen hervorgehen können.

Die Pilze liefern den Käfern und ihren Larven eine jedenfalls an Stickstoff reiche Nahrung. Wo beziehen sie aber selbst ihren Stickstoff her? Hubbard hatte angegeben, daß bei den von ihm untersuchten amerikanischen Formen die Pilze nicht zufällig in den Wohnräumen der Käfer wachsen. Vielmehr würden sie durch die Mutterkäfer ausgesät. Das ist nach Neger auch bis zu einem gewissen Grad richtig.

Hubbard hatte angegeben, daß der Mutterkäfer Myzel des Pilzes auf sorgfältig angelegte Beete aus Holzbohrmehl bringe, wo er sie noch mit dem Kot der Larven dünge. Ob bei amerikanischen Arten etwas Derartiges vorkommt, muß dahingestellt bleiben. Die Tatsachen, welche Neger bei den europäischen fand, stimmen nicht zu diesen Angaben. Dieser konnte nämlich feststellen, daß stets die Ambrosia tragenden Pilzfäden tief ins Holz der Grenzwand eindrangen und bis in die Tracheiden (bzw. Gefäße) des Splintes reichten. So kann also der Pilz aus einem weiten Umkreis Stoffe in seine Gewebe konzentrieren, und es erscheint diese Methode der Ernährung des Pilzes viel einleuchtender als die von Hubbard angenommene. Denn man vermöchte nicht einzusehen, wie die Holzsubstanz im Darm der Larve stickstoffreicher geworden wäre, um dem Pilz den geeigneten Dung zu bieten.

Hubbard hat übrigens sehr komplizierte Vorgänge der Brutfütterung beschrieben. So soll der Mutterkäfer bei Monarthrum mali Fitch in den Eingang der Puppenwiegen immer wieder Pfropfen von Myzel des Ambrosiapilzes stopfen, die von der Larve durchfressen werden. Letztere entleeren ihre Exkremente in den Muttergang, aus dem ihn die unablässig sorgende und schaffende Mutter durch das Bohrloch hinausschaffe.

Die Pilze sind nach den letzten Arbeiten Negers Endomycesarten. Es sind das Pilze, welche in totem oder absterbendem Holz auch sonst vorkommen; sie bedürfen zu ihrem Fortkommen eines mittleren Grades von Feuchtigkeit, gedeihen am besten im nicht saftleitenden, aber auch im nicht trocknen Holz. So verstehen wir, daß die betreffenden Käfer wohl vorwiegend an absterbenden und kranken Bäumen vorkommen, daß sie aber stets nur frisches Holz anbohren, daß sie auf die Splintregion, in welcher Saftleitung stattfindet, beschränkt sind usw. Die Pilze können in künstlichen Reinkulturen gezüchtet werden und vergären die Nährlösungen zu Fruchtestern. Auch im Brutgang sind sie zunächst in Reinkultur vorhanden; da aber die Mutterkäfer die Gewohnheit haben, das Bohrmehl beim Weiterbauen aus den primären Bohrlöchern herauszuscharren, so stehen die Pilzkulturen in einer stets offen erhaltenen Verbindung mit der Außenwelt. Diese ist auch im Interesse der aërobiontischen (sauerstoffbedürftigen) Ambrosiapilze notwendig. Aber sie ist auch eine Ursache der Verunreinigung der Pilzrasen, die man in weiter vorgeschrittenen Stadien stets mit Pilzen, Hefe- und Bakterienarten infiziert findet.

Wir erwähnten vorhin, daß die Pilze tatsächlich jeweils durch den Käfer in den Brutgang ausgesät werden. Aber nach Negers Auffassung geschieht diese Aussaat ohne aktives Zutun des Käfers. Allerdings seine Annahme, daß sich der junge Käfer beim Verlassen des Ganges mit Conidien des Pilzes beklebe, die er beim Einbohren im neuen Stamm abstreife, hat sich nicht bestätigt. Denn die Conidien im Muttergang haben nichts mit dem Ambrosiapilz zu tun, sondern gehören zu jenen „Unkräutern", den als Verunreinigung des Pilzrasens auftretenden Ceratostomellaarten. Schneider-Orelli hat aber neuerdings nachgewiesen, daß bei Xyleborus dispar Fabr. die überwinternden Weibchen (nicht die Männchen) dickwandige Ambrosiazellen in ihrem Darm, und zwar in der Mitteldarmregion um den Kaumagen herum aufbewahren. Nach seinen Versuchen keimen diese Ambrosiazellen leicht aus, was sie ja ohne Passage durch den Darm des Käfers nicht tun. Schneider-Orelli nimmt an, daß die Ambrosiazellen im neuen Gang ausgespien werden und so den Anlaß zur neuen Vegetation geben. Neger meint, sie würden, wenn der Käfer Holz zu fressen beginnt, mit den Faeces entleert, was auch mir das wahrscheinlichere zu sein scheint. Neger hat übrigens in jungen Rasen die gekeimten Dauerzellen direkt nachgewiesen.

Bei manchen Formen, wie bei dem in Orangenbäumen in den Vereinigten Staaten von Nordamerika häufigen Xyleborus pubescens Zimm. und ähnlich bei unserem X. saxeseni Ratzeb., hat man in den Fraßgängen ganze Kolonien von erwachsenen und auf ver-

schiedenen Entwicklungsstadien befindlichen Tieren beieinander gefunden. Die Eientwicklung dauert bei solchen Formen etwa eine Woche, und in einem Monat von der Eiablage aus gerechnet sind schon fertige Käfer da. Es ist dann in der Kolonie ein Muttertier mit 15—20 erwachsenen Nachkommen beisammen. Letztere sind fast alle Weibchen, nur 1—2 sind Männchen. Diese befruchten ihre Schwestern in den Galerien, und es kann im alten Heim zu einer zweiten Generation kommen. Meist aber wandern die Weibchen aus und lassen die Männchen zurück. Letztere können, da sie zu wenig an Zahl sind, das Wachstum der verschiedenen in den Gängen wachsenden Pilze nicht im Zaum halten und ersticken, wenn sie nicht auch auswandern. In der Regel fängt man im Freien nur Weibchen und nur selten eines der schwachen, flügellosen Männchen. Diese können unter Umständen sich auch in ganzen Kolonien von Hagestolzen in den Galerien versammeln, wo sie durch vereinte Tätigkeit das Wachstum der Pilze aufhalten. Dann findet man ihrer 50—60 in den Röhren, dicht zusammengepackt.

Für die verschiedensten Formen unter den Ambrosiafressern wird angegeben, daß eine Kolonie unter günstigen Bedingungen zwei bis drei Generationen als einheitliche Familie im gleichen Gangsystem lebt. Es liegen also hier Zustände vor, welche an primitive Anfänge von Staatenbildung erinnern.

Bei uns sind die Ambrosia züchtenden Borkenkäfer nicht allzu artenreich, Xyleborusarten (X. dispar F., saxeseni Ratz., cryptographus Ratz., dryographus Ratz., monographus Fabr.) und Xyloterusarten (X. lineatus Ol., domesticus L. u. a.), welche in Obstbäumen und anderen Laubhölzern sowie in Nadelbäumen vorkommen. Wie überhaupt die Borkenkäfer, so sind auch Pilzzüchter in den Tropen der alten und neuen Welt weit verbreitet. Und zwar richten sie überall Schaden an, vor allem an Nutzpflanzen. So hat Hubbard aus Nordamerika speziell Formen aus dem Orangenbaum und aus dem Zuckerrohr, beschrieben, Neger hat eine ganze Reihe von Befunden aus wichtigen tropischen Nutzpflanzen zusammengestellt. So wurde in den Kautschukpflanzen Hevea brasiliensis aus Ceylon Xyleborus cognatus, in Castilloa elastica. aus Zentralamerika X. spathipennis Eich. nachgewiesen; Xyleborus fornicatus Eich. richtet mit seinen Fraßgängen in den Teesträuchern der Pflanzungen Ceylons erheblichen Schaden an. In Kakaobäumen aus Guatemala, in Kaffee aus Java, Tonkin, Ostafrika finden sich Xyleborusarten; die sehr schädliche Art in Kaffee heißt X. coffeae Wurth. Auch in Akazien, Fikusarten usw. wurden solche Borkenkäfer mit ihren Ambrosiapilzzuchten nachgewiesen, welche durch ihre Fraßgänge und durch die Holzfäule, die der Pilz verursacht, in tropischen Forsten und Plantagen erhebliche Verluste verursachen können.

Sehr interessant ist die Tatsache, daß nur die im nährstoffarmen Holz fressenden Käfer Pilze züchten, nicht die in der reicheren Rinde und vor allem nicht die, welche in den reservestoffbeladenen Samen brüten, wie Coccotrypes dactyliperda in Datteln und Arekanüssen, Stephanoderes Coffeae in Kaffeebohnen (Afrika) usw. So geht klar hervor, daß die Pilzzucht eine Anpassung an das nährstoffarme Substrat darstellt.

Auch sonst spielen vielfach in der Natur Pilze die Rolle der Vermittler, welche aus relativ nährstoffarmem Substrat Stoffe akkumulieren, die Tieren zur Nahrung dienen. So hat wiederum Neger beobachtet, daß die Larven der Cecidomyien — (Gallfliegen) — gattung Asphondylia sich von Pilzen (Macrophoma sp.) ernähren, welche die inneren Hohlräume der von den Fliegen auf Capparis (nach Beccari), auf Sarothamnus, Verbascum, Scrophularia, Coronilla usw. erzeugten Gallen auskleiden. Hier müßte nach Neger der Pilzkeim wohl beim Stich dem Ei der Gallmücke mitgegeben werden, da der ebenfalls ambrosiaähn-

liche Bildungen erzeugende Pilz frei in der Natur nicht aufgefunden wurde. Solche Gallen werden als Ambrosiagallen bezeichnet.

Neuerdings hat Miehe in Java gefunden, daß die Hohlräume im Innern des Knollens der merkwürdigen von Ameisen bewohnten Myrmecodia von einer Pilzvegetation überzogen sind. Man hatte vielfach bezweifelt, daß es sich um eine echte Ameisenpflanze handle. Miehe fand, daß immerhin sehr enge Beziehungen zu den Ameisen vorhanden sind, indem die Pilze nur so lange fortwuchern, als die Knollen von der Ameise Iridomyrmex Myrmecodiae bewohnt sind. Doch läßt sich eine strikte Abhängigkeit des Pilzes von den Exkrementen der Ameise nachweisen. Vielleicht erklären sich die Beziehungen mancher anderen Pflanzen zu Ameisen und anderen Insekten in einer ähnlichen Weise.

Übrigens sind auch bei uns in den von anderen Insekten in Holzteile von Pflanzen gebohrten Hohlräumen Pilze nachgewiesen worden, die konstant vorkommen, so eine Endomycesart (E. hylecoeti Neger) bei dem Weichkäfer Hylecoetus dermestoides L.; ferner andere Pilze bei Cerambyx Scopolii Füssl., Tetropium luridum Füssl.

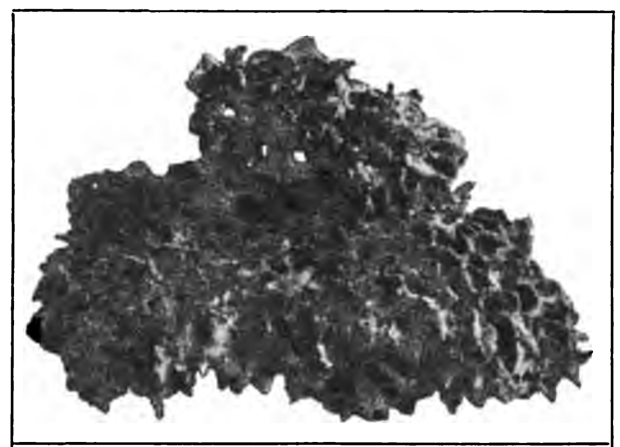


Abb. 34.
Pilzkuchen aus dem Nest von Termes obscuriceps Wasm. 1/2 nat. Größe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.
(Photographiert in ganz frischem Zustand; die weißen Kügelchen, welche besonders im oberen Teil sichtbar sind, sind einzelne Myzelköpfchen.)

Das leitet uns zu den ganz besonders interessanten Verkettungen über, welche zwischen gewissen Pilzen und Termiten und Ameisen bestehen. Bei diesen beiden Gruppen hochdifferenzierter, staatenbildender Insekten kann man mit einem viel größeren Recht als bei den Borkenkäfern von „Pilzzucht" reden.

Wir beginnen mit den Termiten, über welche ich selbst Erfahrungen durch Beobachtung der lebenden Tiere sammeln konnte. Fast alle hügelbauenden Termiten verfertigen in ihren Bauten, in größeren oder kleineren Kammern, badeschwammähnlich von Hohlräumen durchzogene Körper. Dieselben werden aus den Massen zerkleinerten Holzes errichtet, welche die Termiten in ihre Nester schleppen. Hierher wandert also all das Holz, welches die Termiten draußen in der Natur und in den Wohnungen der Menschen zusammenräubern. In den Nestkammern kleben sie die kleinen Kotkügelchen, die meist aus zerkauten Holzteilen bestehen, so zusammen, daß jene „Kuchen" daraus entstehen, welche von Galerien durchzogen sind, die vielfach miteinander kommunizieren und in großen Poren an der Oberfläche münden. Zwischen ihnen stehen relativ dünne Wände.

Bei den verschiedenen Termitenarten zeigen diese „Kuchen" verschiedene Form und Struktur. Auch bei der gleichen Art finden sie sich in verschiedener Größe, je nach ihrem Alter und nach ihrer Lage im Nest. Im zentralen Teil des Nestes findet man in der Regel die größten.

Diese Kuchen sind die Mistbeete der Termiten, auf denen sie einen zu ihrer Ernährung dienenden Pilz züchten. Auch sie nutzen also auf dem Umweg über den Pilz die Nährstoffe des Holzes aus.

Untersucht man die Substanz der Pilzkuchen aus einem Termitennest genauer, so findet man sie hauptsächlich aus den mechanischen Geweben der Pflanzen zusammengesetzt. Epidermiszellen,

Bastfasern, Tracheïden, Ringgefäße, Steinzellen herrschen vor. Nach Holtermann kann man direkt erkennen, wie die Elemente durch die Schneidtätigkeit der Termiten in feine Stückchen und Scheiben zerlegt sind. Wahrscheinlich ist die Isolierung der Bauteile des Pflanzengewebes auch durch die Einwirkung der Darmsäfte während der Passage durch den Termitenkörper gefördert.

Die Holzmasse ist nun in feinster Weise von den Myzelfäden des Pilzes durchflochten. An der Oberfläche des Gerüstes des Pilzkuchens, sowohl nach außen als auch besonders an

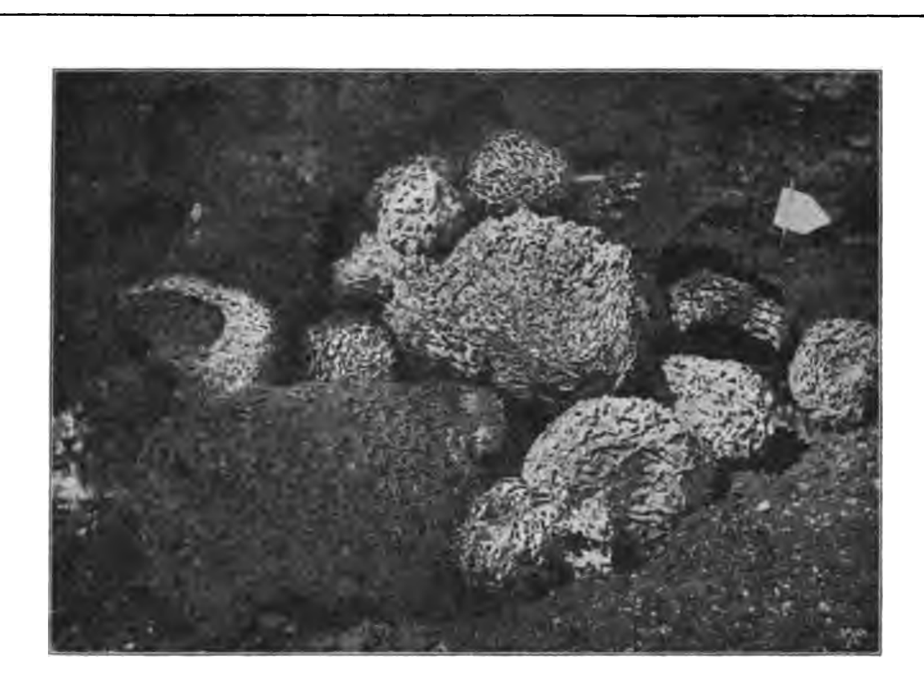


Abb. 35. Pilzkuchen, aus dem Termitennest herausgenommen.
1/4 nat. Größe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

der Innenwand der Kanäle und Hohlräume, sieht man eine Menge von stecknadelkopfgroßen weißen Kügelchen. Diese Kügelchen (Sphären, Myzelköpfe) haben einen Durchmesser von $1^1/_2$—$2^1/_2$ mm. Sie stellen gewissermaßen Conidienträger des Pilzes dar. In sie führen zahllose Myzelfäden hinein, die an ihrem peripheren Ende ovale Anschwellungen bilden, von denen Conidien abgeschnürt werden. Die Endzellen stellen für die Termiten etwas ganz Ähnliches dar wie die Ambrosiazellen für die Borkenkäfer. Sie sind es, welche von den Termiten gefressen werden. Ich konnte selbst beobachten, daß sie von den Larven, Nymphen und Königinnen der Termiten begierig genommen werden. In den Pilzkuchen finden sich denn auch hauptsächlich die Larven im Termitennest.

Der Pilz saugt mit seinen zahllosen Myzelien die geeigneten Nährstoffe aus dem Holz heraus; kurz nachdem die Holzmasse in den Bau gebracht worden ist, findet man sie von seinen Fäden schon überwuchert. Der Pilz, welcher diese Geflechte hervorruft, ist in Ceylon wahrscheinlich eine agarikusähnliche Art (Volvaria eurhiza Besk.), deren hutförmige Fruchtträger man sehr häufig auf den Nestern pilzzüchtender Termiten im Freien findet; es ist aber der Nachweis dafür noch nicht einwandfrei gelungen, da man aus seinen Sporen noch nicht das Myzel hat züchten können.

Es ist auch noch nicht möglich gewesen, den Pilz frei in der Umgebung der Termitenhaufen nachzuweisen. Trotzdem halte ich jetzt noch für nicht ausgeschlossen, daß die Termiten beim Einschleppen des Holzes auch das Saatgut für ihre Mistbeete mitbringen, indem sie Sporen des Pilzes in ihren Darm aufnehmen. Mit dem Holzbrei würden dieselben auf den Pilzkuchen gelangen und dort auskeimen. Ebensogut ist es aber auch möglich, daß dieser Zusammenhang nur bei der Entstehung der Pilzzucht in Betracht kam, während heutzutage festere Beziehungen zwischen den Termiten und ihrem Pilz vorliegen, indem etwa die Übertragung des Aussaatmaterials bei der Nestgründung durch die Geschlechtstiere erfolgt.

Jedenfalls hat sich meine Annahme, daß das gefressene Holz durch die Passage durch den Termitendarm partiell sterilisiert werde und nur einer Pilzart die Keimung gestatte, als nicht vollkommen richtig erwiesen. Es finden sich stets Unkräuter auf dem Pilzkuchen, andere Pilze, besonders regelmäßig eine Xylariaart. Es ist allerdings auch möglich, daß sie auf besondere Weise in den Bau eingeschleppt werden. Jedoch stellen die Mistbeete der Termiten nicht, wie ich früher annahm, absolute Reinkulturen dar. Sie beherbergen stets die Unkräuter, sind aber praktisch fast Reinkulturen zu nennen, da die Termiten durch Abbeißen und sonstige gärtnerische Tätigkeit das Wachstum der Unkräuter unterdrücken.

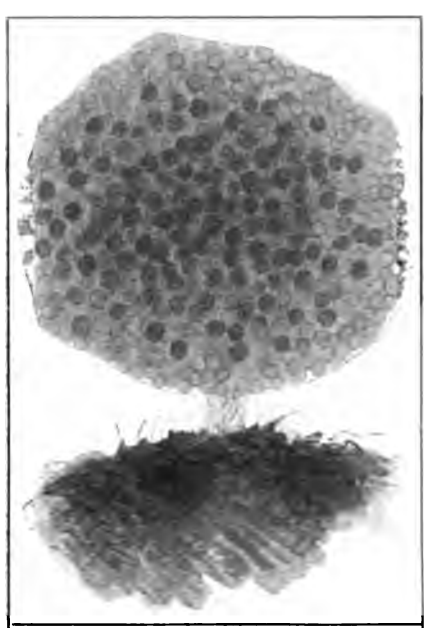


Abb. 36. Myzelkopf aus einem Pilzkuchen der Termiten Termes obscuriceps Wasm. Aus Ceylon. Orig. vergr. 500.

Da das Holz von den Pilzfäden recht bald seiner brauchbaren Stoffe beraubt wird, so muß von den Termiten Ersatz geschaffen werden. Es geschieht dies in der Weise, daß ausgelaugte Teile des Pilzkuchens von den Tieren abgebrochen und fortgesetzt durch neues Holz ersetzt werden. So erklärt sich der ungeheure Holzverbrauch der Termiten. Sie befallen nur totes, vielfach trockenes, altes und morsches Holz. Da finden sie denn in den hölzernen Bauwerken und Geräten des Menschen ein ergiebiges Feld für ihre Zerstörungstätigkeit. Nichts Hölzernes, Papiernes, Ledernes usw. ist vor ihnen sicher. Da sie stets verdeckt arbeiten, so kann man den Schaden, den sie anrichten, vielfach von außen gar nicht wahrnehmen. Sie fressen Balken, Türpfosten usw. so aus, daß nur die äußerste Schicht, in der Dicke von etwa 1 mm stehen bleibt. Lehnt man sich an einen solchen Pfosten, so zerfällt er wie Pulver. Und so haben die Termiten schon ganze Häuser und Einrichtungen, Zäune, Brücken usw. zerstört. Eisenbahnen sind schon entgleist, da sie die Schwellen zerfressen hatten, und Dämme geborsten, da sie das Holzwerk zerstört und das Erdreich durchlöchert hatten.

Wir sehen somit leicht ein, daß in den Tropen, wo sie in vielen Arten und in Kolonien von Millionen von Insassen ungeheuer häufig vorkommen, die Termiten eine Naturkraft darstellen, deren Bedeutung wir nicht unterschätzen dürfen. Es ist von Wichtigkeit hervorzuheben, daß bisher in Afrika und Indien eine ziemlich große Anzahl von Termitenarten (zu den Gattungen Termes, Eutermes und Acanthotermes gehörig) als Pilzzüchter nachgewiesen wurden

Demgegenüber ist es von Interesse, daß die Pilzzucht bei den Ameisen auf eine relativ kleine Gruppe von Arten beschränkt ist. Es sind dies die sogenannten „Blattschneider-

ameisen", die Attinen, eine Gruppe von etwa 100 Arten, Unterarten und Varietäten amerikanischer Ameisen, die zwar vom 40° n. Br. bis 40° s. Br. verbreitet sind, aber vorwiegend in den Tropen leben. Sie alle sind Pilzzüchter und Pilzfresser. Sie gehören zu den fünf Gattungen Myrmicocrypta, Cyphomyrmex, Apterostigma, Sericomyrmex und Atta.

Das Substrat für die Pilzkulturen der Ameisen ist nun zwar kein Holz, aber doch relativ nährstoffarme pflanzliche Substanz. Um die pilzzüchtenden Tiere zusammen zu besprechen, ist es aber von Vorteil, ihre Ernährungsgewohnheiten hier mit zu behandeln.

Die pilzzüchtenden Ameisen legen ihre Bauten vielfach unterirdisch an. Tiefe Röhren führen oft meterweit unter die Erdoberfläche zu den Kammern, in denen sich die Pilzkuchen finden. Dieselben sind braun, bröckelig und viel zarter und hinfälliger als die Pilzkuchen der Termiten. Während letztere sich sehr gut an der Sonne trocknen lassen und dann hart werden und ihre Badeschwammform gut beibehalten, zerbröckeln einem diejenigen der Ameisen unter den Händen. Sie sind ja nicht aus Holz gefertigt, sondern aus einem viel zarteren Material.

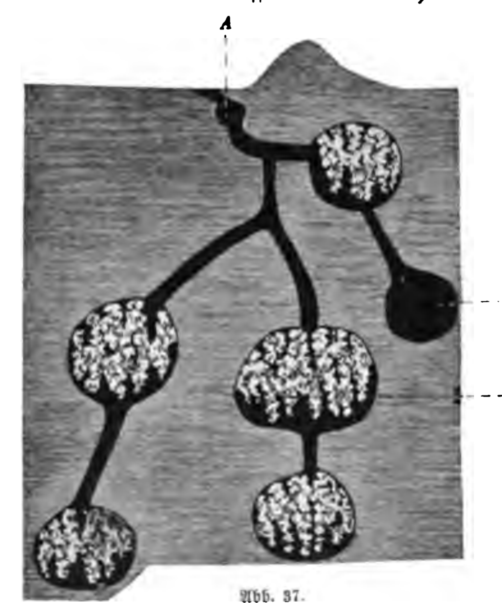


Abb. 37.
Schema des Nestes der südlichen Varietät von Trachymyrmex septentrionalis.
A ursprüngliche Kammer der Königin, *B* neue Kammer, *C* ältere Kammer mit hängendem Pilzgarten.
Nach Wheeler.

Längst hatte man schon die eigenartigen Gewohnheiten der Blattschneiderameisen, besonders der Attaarten beachtet. Sie drängen sich ja der Beobachtung auf; denn sie tun an den Pflanzen einen sehr erheblichen Schaden, und zudem benehmen sich manche Arten dabei so auffällig, daß man sie nicht übersehen kann. Während nämlich manche Arten nachts auf Beute ausgehen, sieht man andere im hellen Sonnenlicht an der Arbeit. Es sind z. B. relativ große Ameisen, die in langen Zügen zu irgendeinem Baum oder anderen Pflanzen hinwandern.

Sind sie auf dem Baum angelangt, so beginnen sie mit ihren scharfen Kiefern Stücke aus den Blättern herauszuschneiden. Sie zerschneiden die Blätter vollkommen und nehmen schließlich auch noch die Stiele mit. Während immer neue Scharen zuwandern, begeben sich die ersten schon ins Nest zurück. Und nun strömen die Tiere in langer Kette zur Nestöffnung, indem jedes dabei sein Blattstück wie ein Sonnenschirmchen über den Kopf hält. Wir verstehen nach dieser Beobachtung, warum man sie auch als „Schleppameisen" oder „Schlepper" bezeichnet.

Wie bei den Termiten hat man sich auch bei ihnen früher vergeblich gefragt, was die Ameisen, die doch sonst an eine so konzentrierte Nahrung gewöhnt sind, mit dem nährstoffarmen Material anfangen. Der vorzügliche englische Beobachter Belt in Nicaragua hat die richtige Lösung dieses Problems vorausgesehen, und der deutsche Botaniker Möller hat die Frage in Südbrasilien gründlich untersucht und geklärt.

Er hat nachgewiesen, daß die Ameisen in ihren Nestern die Blattstücke als Material für die Mistbeete verwenden, auf denen sie einen Pilz züchten. Möller fand in verlassenen Pilzgärten der Ameisen Hüte eines Pilzes (Rhozites gongylophora Möll.), die er für die Fruchtform des Ameisenpilzes hält. Es ist dies ein Pilz, welcher in der freien Natur noch nicht gefunden wurde, und welcher bei den Ameisen als eine Kulturpflanze gedeiht. Ähnlich



Abb. 38.
Schlepper- oder Blattschneiderameisen (Atta sexdens Sm.) bei der Arbeit, indem sie aus den Blättern eines Strauches (Citrus sp) Stücke schneiden und zum Nest schleppen.
Orig. nach der Natur. Nat. Größe.

nämlich wie bei den Termitenpilzen entwickeln sich auf dem Mistbeet der Ameisen aus den Pilzhyphen köpfchenförmige Bildungen, welche ebenfalls Ambrosiazellen abschnüren. Möller hat diese Bildungen die Kohlrabihäufchen des Pilzgartens genannt; durch diesen Namen wollte er andeuten, daß es sich in diesen Köpfchen um Kulturprodukte handele, wie sie die Gärtnerkunst des Menschen beim Kohlrabi und beim Blumenkohl züchtet, wie sie aber die frei lebenden Pflanzen in der Natur nicht von selbst erzeugen.

Sind die Blattstücke ins Nest geschafft, so werden sie von den großen Arbeitern der Attaarten in kleinste Stücke zerkaut und zu einem zarten Gewebe zusammengefügt, welches einen von Gängen und Hohlräumen durchsetzten Körper bildet. In diesen Hohlräumen

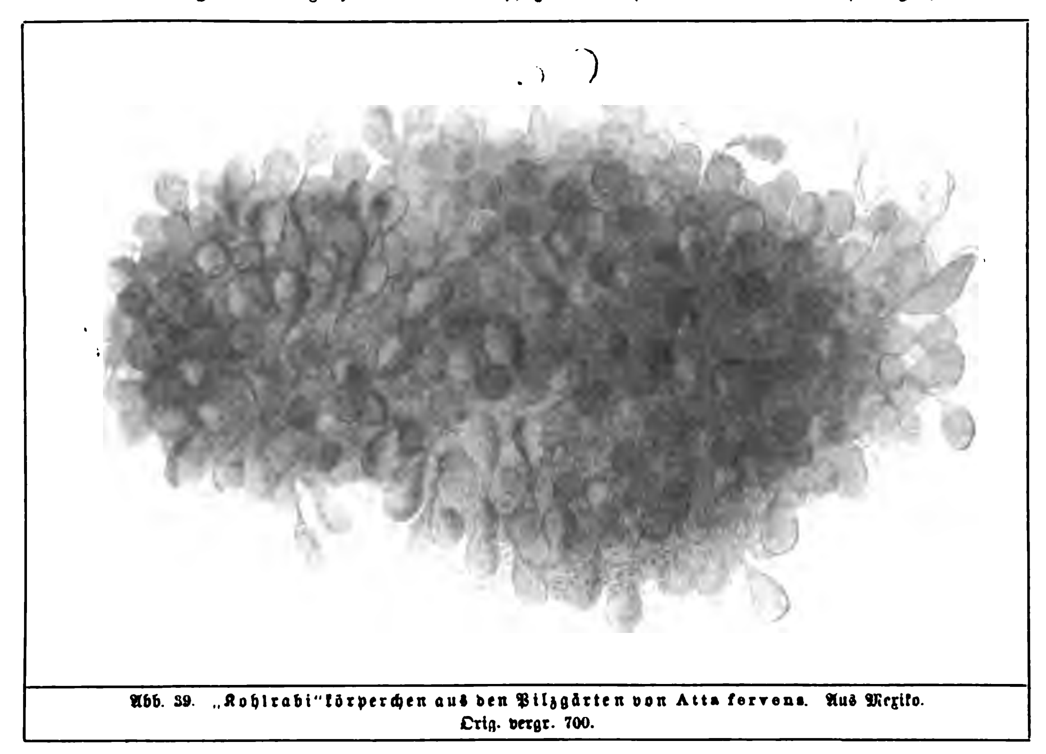


Abb. 39. „Kohlrabi"körperchen aus den Pilzgärten von Atta fervens. Aus Mexiko. Orig. vergr. 700.

findet man die Brut, die Geschlechtstiere und eine wimmelnde Masse von Arbeitern. Außer jenen großen Arbeitern gibt es da auch eine ganz kleine Sorte von solchen. Das sind die Gärtner der großen Gemüsegärtnerei. Ihre Anwesenheit ist sehr wichtig. Denn ihre beständige Arbeit hat nicht nur die Beete von Unkräutern frei zu halten, sondern vor allem sind sie es, welche an dem Pilzmyzel das Kulturprodukt des „Kohlrabi" erzeugen.

Beseitigt man die Arbeiter aus einem Pilzgarten, so wachsen die Pilzfäden zu langen Luftmyzelien aus, und in kurzer Zeit sieht das ganze Nest wie verschimmelt aus. Dieses Auswachsen verhindern die kleinen Gärtner, indem sie unablässig bei Tag und Nacht alle solche falschen Triebe abbeißen. Nur wenn dies geschieht, bilden sich an den Pilzen die Kohlrabihäufchen. Die Gärtner haben aber noch mehr zu tun; wenn die großen Arbeiter die ausgelaugten Teile des Pilzgartens abgebrochen, hinausgeschafft und durch neues Blattmaterial ersetzt haben, dann kommen die kleinen und bepflanzen sie mit abgerissenen Pilzfäden, so daß die neuen Gartenteile bald auch ihren schneeweißen Pilzrasen erhalten.

Bei den Pilzen der Attaarten ist nun auch die Methode, in welcher er von Kolonie zu Kolonie verpflanzt bzw. vererbt wird, in allen Einzelheiten bekannt geworden. Es ist



Abb. 40. Atta sexdens (Sm.) Halbschematischer Sagittaldurchschnitt durch den Kopf eines Attaweibchens (junge Königin) kurz nach dem Verlassen des elterlichen Nestes. Die Infrabuccaltasche ist mit einem Klümpchen mitgenommenen Pilzmyzels ausgefüllt. Nach Jak. Huber. Vergr. 6.

dies alles durch v. Ihering in S. Paulo und besonders Jakob Huber in Para erforscht worden. Ihering konnte feststellen, daß bei der Anlage einer neuen Kolonie die vom Hochzeitsflug kommende Königin kleine Portionen des Pilzes aus ihrem Mutterhaus mitbringt. Und zwar dient zur Aufbewahrung eine besondere Tasche unter dem Mundraum (Infrabuccaltasche).

Hat die Königin sich zum Beginn der Kolonialgründung allein eingemauert, so pflanzt sie unter umständlichen Manipulationen den mitgebrachten Pilzbüschel in ihre eigenen Exkremente. Sie reißt Teile des Myzels ab, hält sie an ihren After, aus dem ein Tropfen gelbbräunliche Flüssigkeit hervortritt, den sie mit dem Pilzflocken aufsaugt. Das Stück wird dann der übrigen Pilzmasse wieder angedrückt. Indem die Königin diese Manipulation immer wieder wiederholt, wächst allmählich der Pilzgarten heran.

Die Ameisenkönigin kann aber das Gesetz vom Kreislauf des Stoffes nicht umstoßen; irgendwoher muß sie Nahrung für ihre Pilze schaffen. Das tut sie in einer höchst merkwürdigen Weise. Sie frißt nämlich von den Eiern, die sie legt, etwa 90% wieder auf, um in ihrem Darm genug Substanz zum Düngen des Mistbeetes zu erzeugen.

Die wenigen Arbeiter, die sie zunächst aufzieht, wobei sie die Larven auch mit ihren Eiern füttert, gehören zu der kleinsten Sorte von Arbeitern; sie helfen ihr bald bei ihrer Arbeit und beginnen sogleich auch mit ihren Exkrementen den Pilzgarten zu düngen. So bringen sie ihn im geschlossenen Kessel auf eine Größe von ca. 2,5 cm. Sie selber fressen von den Kohlrabihäufchen des Pilzes. Dann nach 8—10 Tagen bahnen die Arbeiter einen Ausgang aus dem Kessel, fangen mit dem Blattschneiden an, und nun wächst der Pilzgarten bald enorm. Man hat solche von 1 m Höhe und 5—6 m Umfang beobachtet. Die entlastete Königin kann nunmehr alle ihre Eier zur Entwicklung bringen, bekommt immer mehr Helfer, und das Nest kann nach allen Richtungen erweitert werden.



Abb. 41. Aus gekauten Blütenblättern hergestellter Pilzgarten der Untergattung Mycetosoritis (Atta Mycetosoritis hartmani Wh.), welche in reinem Sand ihre Gänge und Kammern baut. Der Pilzgarten hängt an der Decke der Kammern an den Pflanzenwurzeln. Verkl. um ca. 1/4. Nach Photographie von Hartman aus Wheeler.

Es ist bemerkenswert, daß sich bei Attinen alle möglichen Stufen der Vervollkommnung des Pilzbaus finden, die uns einen Hinweis auf die allmähliche Entwicklung dieser eigentümlichen Methode der Ausnutzung nährstoffarmer Nahrung geben können. Wheeler hat in Nordamerika eine Reihe von

Formen beobachtet, die alle möglichen Stufen der Ausbildung der Pilzzucht repräsentieren. So ist Cyphomyrmex eine Gattung, die in Texas durch zwei kleine Arten vertreten ist; von diesen züchtet die eine (C. rimosus Spin.) auf Insektenexkrementen einen Pilz, der kleine unregelmäßige Körper bildet, die aus hefeähnlichen Zellen zusammengesetzt sind. Die andern (C. wheeleri Spin.) sammelt kleine Splitter von Pflanzen und züchtet auf diesen ein Pilzmyzel mit richtigen Ambrosiazellen. Mycetosoritis hartmani Wh. sammelt Blütenblätter und baut in unterirdischen Gewölben einen lockeren Pilzgarten, der an den beim Aushöhlen stehen gelassenen Wurzeln von lebenden Pflanzen aufgehängt wird.

Während bei den unterirdisch bauenden Attaarten die Gänge oft in kraterähnlichen Hügeln aus aufgeworfenem Sand münden, baut Trachymyrmex turrifex Wh. über die Mündung einen Turm aus Holz- und Blattstücken; Trachymyrmex septentrionalis Wh., die bis New Jersey im Norden vordringt, wirft den Sand einfach zur Seite der Mündung auf. Beide Formen legen zahlreiche unterirdische Kammern mit Pilzgärten an.

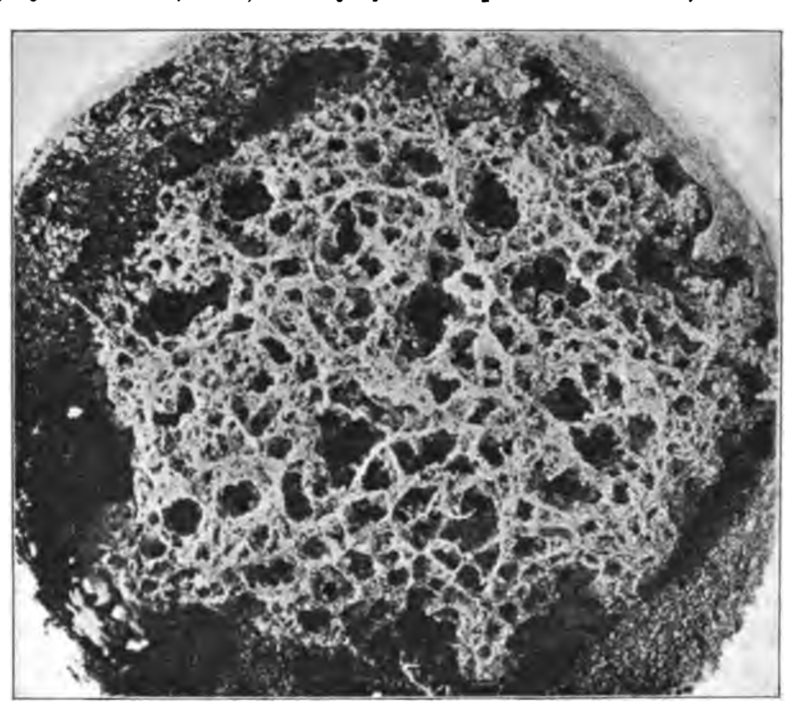


Abb. 42. Ganzer aus grünen, zerkauten Blättern gebauter Pilzgarten einer Atta texana mit der umgebenden Erdhöhle. Verkl. 2/9. Nach einer Photographie von Melander und Brues aus Wheeler.

Diese Formen sind mit Ausnahme von Cyphomyrmex rimosus Wh. alle Sammler von Pflanzenteilen, die sie neben Insektenexkrementen als Grundlage des Pilzgartens benutzen, sie sind aber keine echten Blattschneider; deren gibt es aber auch in den Vereinigten Staaten, und zwar Arten aus den Gattungen Moellerius und Atta s. str. (z. B. Atta texana vgl. Abb. 42).

So hat uns die Betrachtung der holzfressenden Tiere zu einem weiten Exkurs geführt, der uns vor allem zeigen sollte, wie sehr die Ernährungsweise die ganzen Lebensgewohnheiten eines Tiers beherrschen muß. In den Pilzfressern haben wir eine Gruppe extrem differenzierter Spezialisten kennen gelernt. Denn mehr noch wie die Borkenkäfer und Termiten sind die Schlepperameisen von ihrer Pilznahrung, die sie sich so sorgfältig zu sichern verstehen, vollkommen abhängig.

Unter den pflanzenfressenden Tieren bleiben uns jetzt zur Betrachtung noch diejenigen übrig, welche sich von den edelsten Teilen des Pflanzenkörpers, von seinen Blüten und Früchten ernähren. Wir beginnen aus Gründen, die gleich ersichtlich werden sollen, mit letzteren. Genau wie bei den verschiedenen Gruppen, die wir bisher be-

handelten, haben wir auch bei den Fruchtfressern mit wenig wählerischen Formen und mit Spezialisten zu tun.

Ferner müssen wir zwischen den eigentlichen Fruchtfressern und den Fruchtparasiten unterscheiden. Bei letzteren werden wir vorwiegend die streng beschränkten Spezialisten zu erwähnen haben.

Denn die meisten typischen Fruchtfresser nehmen alle möglichen ähnlich schmeckenden Früchte als Nahrung; wie wir aber schon wiederholt erwähnt haben, sind sie vielfach auch darauf angewiesen, andere Pflanzenteile zu fressen, auch Wurzeln, Zwiebeln, ja sehr häufig sind sie im weiteren Sinn omnivor, indem sie gleichzeitig Insekten, Vogeleier, Bienenhonig, kleine Tiere usw. als Nahrung verwenden. Gerade bei den Tieren, welche die nährstoffreichen Früchte der Pflanzen fressen, scheint ein Übergang zu gemischter Kost oder vorwiegender Fleischnahrung relativ leicht sich zu vollziehen.

Wir sprechen hier von den Früchten der Pflanzen im weitesten Sinne, indem wir unter diesem Ausdruck, wie es in der Botanik üblich ist, die verschiedenen Hüllen verstehen, von denen die Samen eingeschlossen sind, einerlei ob sie weich oder hart, saftig oder trocken, groß oder klein sind. Wir wollen in diesem Zusammenhang auch die Samenfresser mit behandeln.

Zunächst also einiges von den eigentlichen Früchtefressern, also denjenigen Tieren, welche die weichen, saftigen, an Nährstoffen reichen Hüllen der Samen bevorzugen. Besondere Produkte, ätherische Öle, Glukoside, Zuckerarten, Säuren usw. geben den Früchten einen besonderen Geschmack und Geruch, welcher sie für die Tiere anziehend oder widerlich macht. Ihr hoher Wassergehalt löscht in vielen Fällen gleichzeitig den Durst.

Unter den niederen Tieren sind es vor allem die Schnecken und Insekten, welche Früchte fressen. Bei weitem die meisten von ihnen nehmen in unseren Klimaten Früchte nur als gelegentlichen Teil ihrer Nahrung zu sich; das ist schon dadurch bedingt, daß es nur in einem kleinen Teil des Jahres bei uns Früchte gibt. Wir alle wissen, daß unsere omnivoren Schnecken Erdbeeren und andere Früchte vom Stock wegfressen, und daß sie an allem möglichen vom Baum gefallenen Obst zu finden sind. Ebenso gehen viele Käfer, Heuschrecken, vor allem aber Ameisen, Wespen, Bienen dem zuckerhaltigen Saft der Früchte nach. In den Tropen gibt es wohl mehr fruchtfressende Spezialisten.

Unter den Reptilien sind viele Schildkröten, Varane, auch Eidechsen als gelegentliche Fruchtfresser zu nennen. Manche Varane ernähren sich fast ausschließlich von Früchten, und auch von unsern europäischen Eidechsen, wie z. B. Lacerta muralis, ist es bekannt, daß sie sehr gerne an den Beeren der Weintrauben naschen.

Bei den Vögeln und Säugetieren erreichen die Anpassungen an die Fruchtnahrung eine hohe Entwicklung. Wir haben die fruchtfressenden Säugetiere schon oben (S. 49) mit denjenigen zusammen behandelt, welche grüne Pflanzenteile vertilgen. Die meisten fruchtfressenden Säugetiere sind nämlich keine Spezialisten, sondern fressen auch andere Pflanzenteile und selbst Insekten und andere Tiere. Nur die fruchtfressenden Fledermäuse machen eine Ausnahme; wir haben sie aber doch im Zusammenhang mit den andern Säugetieren oben S. 55 besprochen und werden sie später noch einmal zu erwähnen haben.

So bleiben uns denn hier nur die Vögel übrig, die eine Anzahl von Fällen hoher Spezialisation aufweisen. Auch hier gibt es ja viele omnivore Formen, welche eine mehr oder minder gemischte Nahrung zu sich nehmen. Wir alle wissen, daß unsere körnerfressenden Singvögel vielfach grüne Pflanzenteile, Früchte, selbst Fleisch, Fett, Insekten usw. gelegentlich als Beimischung zu ihrer Nahrung annehmen. Das ist nach den Arten sehr verschieden.

Und so gibt es Formen, welche sehr streng auf eine bestimmte Nahrung angewiesen sind. Wir können in der Hauptsache drei Gruppen unter den mehr spezialisierten Fruchtfressern unterscheiden. Das sind 1. die Obstfresser, 2. die Nußfresser und 3. die Körnerfresser, welch letztere beiden Gruppen wir auch unter der Bezeichnung „Samenfresser" zusammenfassen können.

Die Obstfresser sind Formen, welche sich von saftigen Früchten ernähren. Selbstverständlich sind solche vorwiegend in warmen Klimaten, besonders den Tropen, verbreitet. Da gibt es ihrer sehr viele. Ich will von ihnen nur einige besonders bemerkenswerte Familien nennen, so die südamerikanischen Trogons, die Nashornvögel, Tukane, Kapitonen, gewisse Gattungen der Tauben. Auch viele Papageien fressen Früchte. Ferner sind die südamerikanischen Schmuckraken (Ampeliden) nicht zu vergessen, zu denen der Kapuzinervogel (Cephalopterus calvus), der Schirmvogel (C. ornatus), die Glockenvögel (Chasmorhynchus nudicollis u. a.), die Klippenvögel (Rupicola crocea) und die Kotingas (Ampelis cinctus u. a.) gehören, die alle im Urwald reichlich Beeren und Früchte finden, doch zum Teil gelegentlich Insekten nicht verschmähen sollen. Von den Kotingas wird sogar angegeben, daß ihr Fett und ihre Eingeweide von dem Saft der Beeren und Früchte, die sie fressen, eine oft eigenartige Färbung annähme. Unter unseren einheimischen Vögeln sind vor allem als Beerenfresser zu nennen: Drosseln, Stare, Seidenschwanz. Früchte, welche von den einheimischen Vögeln besonders begehrt werden, sind die vom grünen Laub lebhaft abstechenden roten Erdbeeren, Himbeeren, Johannisbeeren, Vogelbeeren, Kirschen, Berberitzen, Hirschholder (Sambucus racemosa) und die vom gelben herbstlich verfärbten Gesträuch stark abstechenden schwarzen Beeren von Ampelopsis hederacea, des Hartriegels, der Schlehe, ferner die verschiedenen Heidelbeeren, Taubeeren usw. Einige Pflanzen haben auch schneeweiß gefärbte Beeren. Alle diese Früchte sind weithin sichtbar und locken die Vögel heran. Besonders im Herbst und Winter kann man an den lange sich erhaltenden Vogelbeeren der Eberesche ganze Versammlungen von Vögeln, nicht nur von unseren Standvögeln, wie den Amseln, sondern auch von den durchziehenden Wintergästen, wie Misteldrossel, Krammetsvogel und Seidenschwanz (welch letzterer übrigens in seiner nordischen Heimat im Sommer ein eifriger Mückenfänger ist) beobachten. Auch die Kirschbäume werden oft von ganzen Schwärmen von Amseln und Staren überfallen, und ich habe selbst einmal konstatieren können, daß ein großer Kirschbaum in wenigen Stunden von einem großen Flug Staren gänzlich abgeräumt wurde.

Die Obstfresser unter den Vögeln haben, ebenso wie die sich auf gleiche Weise ernährenden Säugetiere, eine besonders ausgeprägte Neigung, in mehr oder minder hohem Maß Insekten, Schnecken usw. zur Nahrung zu verwenden. Viele von ihnen gehören daher zu der Gruppe, welche die Vogelzüchter im allgemeinen als „Weichfresser" bezeichnen. Diese nicht sehr natürliche Gruppe, welche den „Körnerfressern" gegenübergestellt wird, besteht zum größten Teil aus insektenfressenden Vögeln. Die Einteilung ist aber insofern biologisch richtig, als die Härte oder Weichheit der Nahrung für viele Vögel offenbar wichtiger ist als die Herkunft aus dem Tier- oder Pflanzenreich.

Um weiche saftige Früchte zu fressen, bedarf ein Vogel keines speziell angepaßten Schnabels; so finden wir bei Staren, Tukans, Tauben, Trogons usw. die verschiedenartigsten Schnabelformen. Denn es ist aus vielen Erfahrungen bekannt und bei unseren einheimischen Formen auch experimentell festgestellt, daß die meisten Obstfresser, besonders die Beerenfresser, die Früchte ganz hinunterschlucken. Ganz anders ist das bei denjenigen Vögeln, die aus den harten Schalen von Nüssen und anderen festumschlossenen Samen sich das nährstoffreiche Gewebe, welches eigentlich dazu bestimmt ist, die junge Keimpflanze zu

ernähren, hervorholen. Bei ihnen treten uns in den Schnabelformen in der Hauptsache zwei Anpassungstypen entgegen: die Meißelschnäbel und die Zangenschnäbel.

Meißelschnäbel finden wir vorwiegend bei solchen Vögeln, welche kleinere Körner und Nüsse vor dem Verzehren öffnen. Dabei verwenden sie ihren Schnabel etwa in der Art eines meißelförmigen Hammers. Je nach den Ansprüchen, die an ihn gestellt werden, ist

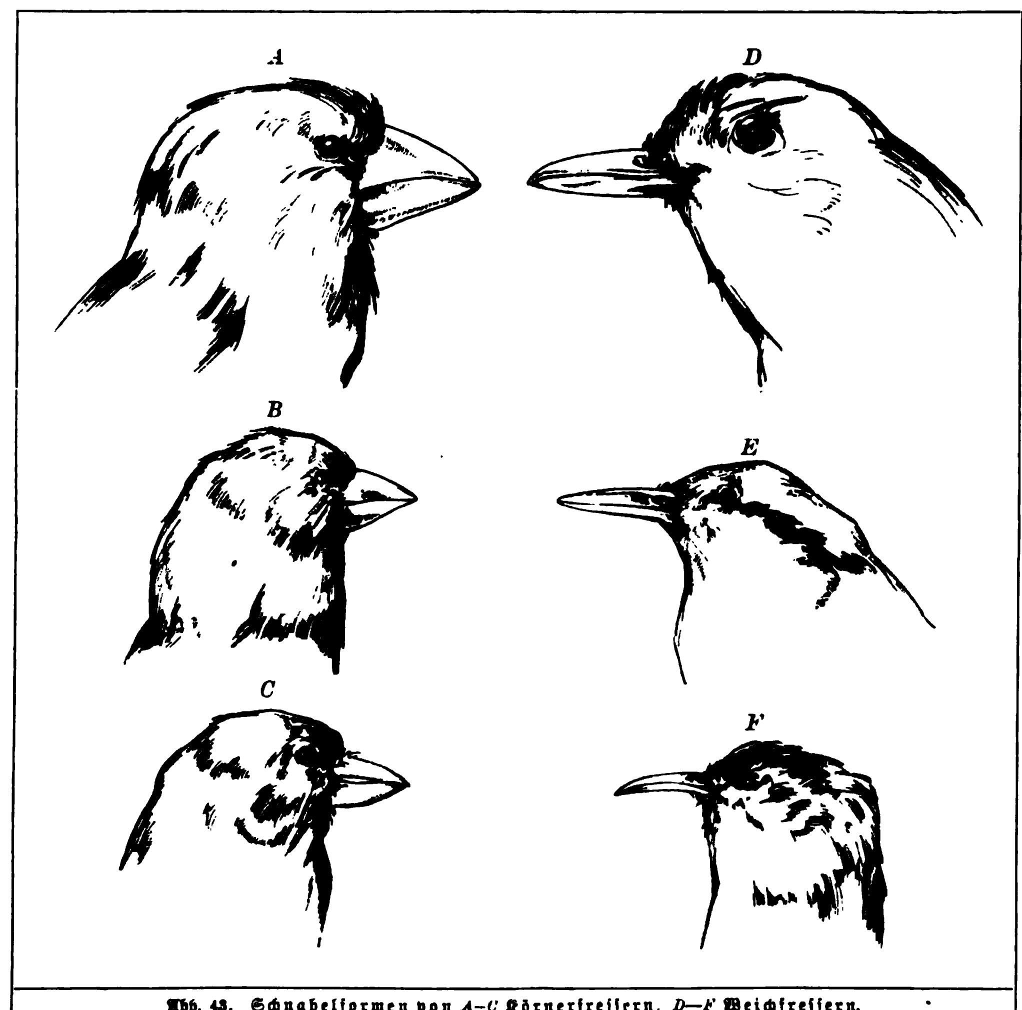


Abb. 43. Schnabelformen von *A–C* Körnerfressern, *D–F* Weichfressern.
A Coccothraustes coccothraustes L. Kernbeißer, *B* Chloris chloris L. Grünfink. *C* Fringilla coelebs L. Buchfink, *D* Turdus merula L. Schwarzamsel, *E* Sitta europaea L. Kleiber, *F* Certhia familiaris L. Baumläufer.
Orig. nach der Natur. Verkl. ca. 1/2.

er daher mehr oder weniger kurz, kegelförmig zugespitzt und aus dicker Hornsubstanz aufgebaut. Kräftige Hals- und Nackenmuskeln sind zu seiner erfolgreichen Verwendung als Ergänzung notwendig. Doch benutzen nicht alle Körnerfresser ihren Schnabel als Meißel, und mancher der keil- oder meißelförmigen Schnäbel werden ebensooft zum Aufknacken der Samen nach Art der Zangenschnäbel verwendet, wobei die Kaumuskulatur in Aktion tritt.

Nicht wenige der Körnerfresser zerkleinern ihre Nahrung vor dem Verschlucken, teils durch Zerhacken, teils indem sie dieselbe mit den harten scharfen Rändern ihres Schnabels zerschneiden. Es ist sehr interessant, daß ausgesprochene Körnerfresser harte Nahrung der

weichen jederzeit vorziehen. Dem entspricht in der Regel die Form und Stärke ihres Schnabels. Man hat experimentell feststellen können, daß Körnerfresser, wie Finken, bei Fütterung mit Haselnüssen viel lieber mundgerechte kleine Stücke oder ganze Nüsse, die sie zerkleinern können, nehmen als ganz fein zerriebene Haselnüsse, welche von Schnabel und Magen keine Arbeit mehr verlangen; „legt man beide Sorten Futter gleichzeitig vor, so werden die Stückchen zuerst und dann erst die zerriebenen Nüsse gefressen". (Liebmann.)

Zu den Körnerfressern gehören von unseren einheimischen Vögeln alle Finkenarten, so Sperlinge, Kernbeißer, Edelfinken, Grünlinge, Zeisige, Stieglitze, Gimpel, Ammern usw., dazu kommen viele exotische Sperlingsvögel, Hühnervögel, Tauben usw. usw. Jeder wird sich aber entsinnen, daß unter den genannten Formen sich zahlreiche befinden, welche häufig weiches Futter zu sich nehmen. Bei allen Körnerfressern werden ja vor allem die Jungen mit weichem Futter ernährt, und unsere Finken fangen eifrig Insekten, wenn sie ihre junge Brut im Neste haben. Doch gibt es manche Arten wie z. B. den Grünfink, welche alle weiche Nahrung zurückweisen und nur Körner nehmen.

Wir können durchaus nicht mit Sicherheit aus der Ausbildungsform von Körperteilen, so z. B. aus der Schnabelform, auf die Nahrung eines Vogels schließen. Das ist zum Teil auf die hohe Ausbildung der psychischen Fähigkeiten bei den Vögeln zurückzuführen, welche sie vielfach befähigt, ein scheinbar ungeeignetes Werkzeug in zweckmäßiger Weise zu benützen. So wissen die Meisen, die eigentlich Weichfresser sind, mit ihrem kleinen zarten Schnabel die Samen von Hanf und Sonnenblumen, die sie sehr lieben, zu öffnen. Sie können sie nicht aufbeißen, bringen es aber doch fertig, sie in mühsamer Arbeit aufzuhacken, wobei sie die Körner zwischen die Krallen klemmen. Vor allem liegt es aber an einem besonderen Organisationsmerkmal der Vögel, welches uns gerade bei den Körnerfressern in schönster Ausbildung entgegentritt.

Im ersten Band dieses Werkes ist der Bau des Darms bei den Vögeln geschildert worden, und es wurde da hervorgehoben, daß der Magen eine charakteristische Zweiteilung in einen Drüsenmagen und einen Muskelmagen aufweist. Der Muskelmagen ist nun bei allen Körnerfressern ganz außerordentlich kräftig entwickelt, und seine Mitwirkung bei der Bewältigung der harten Nahrung ist eine sehr ausgiebige. Denn an seinen Innenwänden ist er mit untereinander zusammenwirkenden, harten, hornigen Platten belegt, die zum Zermahlen der harten Nahrung dienen, oft noch unter Mitwirkung aufgenommener kleiner Steinchen oder Sandkörner. Bei den tropischen Fruchttauben, welche zum Teil sehr harte Früchte mit holziger oder korkiger Umhüllung verzehren, ist die Innenbewaffnung des Kaumagens oft sehr erheblich verstärkt. Bei der Nikobarentaube (Caloenas nicobarica) sind die Hornplatten verknöchert, bei der Fruchttaube der Fiji-Inseln (Carpophaga latrans) ist die Innenwand des Muskelmagens mit hornigen Höckern besetzt, und solche sind bei einer verwandten Form (Phenorhina goliath) sogar in verknöchertem Zustand vorhanden. Die Zerkleinerungstätigkeit, welche der Schnabel nicht vollbringt, wird also hier vom Muskelmagen ausgeführt. Das Studium der Gesamtorganisation des Tiers zeigt uns also doch stets den gesetzmäßigen Zusammenhang mit seiner Ernährungsweise.

Es ist von Interesse, an dieser Stelle auf eine wichtige Beziehung der Vögel zum Pflanzenreich hinzuweisen. Wir haben oben (S. 81) erwähnt, daß viele Früchte und Beeren durch auffallende von ihrer Umgebung kontrastierende Farben die Vögel direkt anlocken. Die Vögel, auf die es ankommt, die Obst- und Beerenfresser, schlucken die Früchte meist ganz hinunter, jedenfalls zerkleinern sie die Samen nicht. Auch ihr Muskelmagen entfaltet nicht genügend Kräfte, um die Samen zur Ernährung auszunützen. Statt dessen werden sie in lebensfähigem

Zustand wieder entleert, und zwar werden sie je nach ihrer Größe entweder aus dem Kropf wieder ausgespuckt oder durch den After mit dem Kot entleert. In jedem Fall gelangen sie in keimfähigem Zustand wieder ans Tageslicht, im letzteren sogar mit einer kleinen Portion Dung ausgestattet, welche ihre Entwickelung fördern muß. Tatsächlich spielen diese Obstfresser eine sehr wichtige Rolle für die Verbreitung der Samen der betreffenden Pflanzen. Sehr bekannt ist ja die Tatsache, daß die Mistel zu ihrer Keimung der Mitwirkung von Drosselarten, besonders der Misteldrossel (Turdus visci vorue L.) direkt bedarf, da ihre Samen erst keimfähig werden, nachdem sie den Darm des Vogels passiert haben. Nicht weniger bekannt ist die Bedeutung, die gewisse Fruchttauben (Carpophaga-Arten) der Molukken für die Verbreitung der Muskatnuß haben. Die Muskatnuß ist der Kern einer harten, gelben, pfirsichgroßen Frucht, welche, wenn sie reif ist, aufspringt und dann die schwarze Nuß von einer scharlachroten Hülle umgeben zeigt, dem Arillus, der von den Fruchttauben begierig gefressen wird. Dabei wird die Nuß mit verschluckt, passiert aber unversehrt den Darmkanal und wird nun mit dem Kot ausgestreut, wo die Tauben auf ihren Flügen Rast machen. (Oder wird sie nicht eher, nach Ablösung des Arillus, aus dem Kropf wieder ausgeworfen?) So wird der Muskatbaum weithin verbreitet, von den Molukken bis Neu Guinea, und die Holländer hatten zur Zeit ihres Gewürzmonopols alle Not, gegen diesen naturgesetzlichen Zusammenhang anzukämpfen. Sie konnten, um die Zucht auf der einen Insel Banda zu zentralisieren, noch so viel Bäume niederhauen, unter der Mitwirkung der Tauben wuchsen immer wieder auf den anderen Molukkeninseln neue Haine des kostbaren Gewürzbaumes empor. Und so ist noch für eine große Anzahl fruchtfressender Vögel der Tropen und der gemäßigten Zonen bekannt, daß sie wesentlich zur Verbreitung der von den Früchten umschlossenen Samen beitragen. Sie alle suchen und brauchen nur die Hülle des Samens, der jeweils vor ihren Verdauungssäften und Werkzeugen durch eine Reihe von Anpassungen hinreichend geschützt ist; diese sind vor allem deswegen sehr wirksam, weil die Samen den Darm dieser Vögel in einer überraschend kurzen Zeit passieren.

Die Raben, Dohlen, Elstern und Häher sind gefräßige Allesfresser; kleine Tiere, Beeren, Früchte, grüne Pflanzenteile, Samen, Körner, Nüsse — alles wird von ihnen verschlungen. Sie sind also gleichzeitig Hart- und Weichfresser. In ihren Anpassungen halten sie die Mitte zwischen den Fruchtfressern und den sogleich zu erörternden Körnerfressern. Ihren Darm passieren auch nur die steinharten Samen.

Bei den Körnerfressern jedoch wird jedes Leben in allen verschluckten Samen durch die zerkleinernde und zermahlende Tätigkeit von Schnabel und Kaumagen vernichtet, ja die ganzen Samen werden zermahlen und aufgelöst. In unzerkleinertem Zustand sind sie gegen die Wirkung der Verdauungssäfte geschützt ebenso wie im Magen und Darm der insektenfressenden Weichfresser, die doch ihre unzerkaut verschluckte Insektenbeute rasch und vollständig aufzulösen vermögen.

Dieselben Früchte, welche durch ihre bunten Farben die Obstfresser heranlocken, denen sie ihr Fleisch opfern, weil deren Darm ihren Samen keinen Schaden antut, dieselben Früchte sind mit chemischen und mechanischen Abwehrmitteln versehen, welche alle möglichen anderen Tiere von ihnen abhalten. Selbst die Gifte, die in ihnen enthalten sind, schaden den Fruchtfressern vielfach nicht; Grasmücken und Bachstelzen fressen die giftigen Früchte des Seidelbasts (Daphne mezereum), Drosseln die Tollkirschen (Atropa belladonna) sowie die Beeren von Solanum nigrum und dulcamara, Rotkehlchen die Lonicera- und Evonymusbeeren begierig und ohne Schaden.

Vor den gefährlichen Körnerfressern müssen sie in irgendeiner Weise ebenfalls geschützt sein; denn die meisten Körnerfresser nehmen nur in der Not Fleischfrüchte, und manche, wie

die Grünfinken, weisen sie ganz zurück. Nur ausgesprochene Spezialisten, wie vor allem der Kernbeißer, wissen regelmäßig durch das Fruchtfleisch durchzudringen und die Samen zu erbeuten, die sie vollkommen zerstören. Dabei zerstört er das Fruchtfleisch, ohne es zu benützen, der Gimpel dagegen (Pyrrhula pyrrhula L.), der mit seinem relativ kräftigen Schnabel auch mancherlei Kernfrüchte angreift, verzehrt nicht selten einen Teil des Fruchtfleisches.

Nußfresser unter den Vögeln finden wir sehr häufig in charakteristischer Weise mit einem Zangenschnabel ausgestattet, der es ihnen ermöglicht, die Nüsse als Ganzes aufzuknacken oder Löcher in deren Wand zu stemmen, von denen aus die Schale durch Hebelwirkung gesprengt wird. Ein Beispiel bietet uns unter unseren einheimischen Vögeln der Kreuzschnabel, dessen nicht allzu starker Zangenschnabel aber mehr nach Art einer kräftigen Pinzette wirkt.

Sehr lehrreich ist die Entwickelungsreihe, welche uns die Zangenschnäbel der Papageien in der Anpassung an die jeweilige Nahrung der einzelnen Arten vorführen. Bei allen ist die ganze Morphologie des Schädels stark durch die besondere Art der Nahrungsaufnahme beeinflußt. Auf die Einzelheiten, die übrigens noch ungenügend erforscht sind, können wir hier nicht eingehen.

Wir können die Reihe mit den zarten Schnäbeln der kleinen Sittiche, z. B. des Wellensittichs (Melopsittacus undulatus), beginnen, welcher in seiner australischen Heimat sich von Grashalmen ernährt. Von ihm aus gibt es eine gleichmäßige Reihe von Übergängen in Größe und Form der Schnäbel bei der unübersehbaren Zahl von körner-, beeren- und früchtefressenden Papageien. In diese Reihe bringen kleine Unterbrechungen oder Abzweigungen wurzelfressende Formen, wie die von uns S. 55—57 geschilderten, dort abgebildeten beiden Arten (Abb. 22 B u. C) oder wie die Platycerkusarten oder Caloptorhynchus Banksi (Abb. 22 A), die untreu den Traditionen der Familie, animalischer Kost, nämlich den Larven von Insekten, sich zugewandt haben. Eine ähnliche Nebenlinie stellen die insekten- und honigfressenden Loris dar. Über all deren mittelgroße Schnäbel gelangen wir zu den gewaltigen Nußknackern, den großen Kakadus und Aras. Der große schwarze Kakadu Indonesiens (Microglossus aterrimus Abb. 22 D S 56) sieht sehr bizarr aus mit seinem dicken Kopf, der den mächtigen Schnabel trägt, dem kleinen und schwachen Körper, den langen dünnen Beinen und den breiten Flügeln, wie schon Wallace hervorhob. Bei den typischen Papageien besteht der Schnabel aus den breiten, fast halbkreisförmig gebogenen, scharf zugespitzten beiden Hälften einer gewaltigen Zange. An der Unterseite des Oberschnabels erkennt man bei ihnen allen feine Querrillen, welche bei den verschiedenen Arten verschieden angeordnet sind. Sie dienen dazu, die harten Nußschalen zu fassen, so daß sie der Zange nicht entgleiten können. Die Zunge ist z. B. beim großen schwarzen Kakadu „ein merkwürdiges Organ, ein schlanker fleischiger Zylinder, von tiefroter Farbe, der in einer hornigen, schwarzen Platte endet; diese Spitze ist quer gefurcht und greiffähig. — — Das Tier frißt verschiedene Samen und Früchte, scheint aber eine besondere Vorliebe für den Kern der Kanariennuß zu haben, die auf einem Urwaldriesen wächst (Canarium commune), der auf den Heimatinseln dieses Vogels häufig vorkommt; und die Weise, wie er diese Nüsse nimmt, zeigt eine Korrelation zwischen Bau und Lebensgewohnheiten des Tiers, die darauf hindeuten, daß die Kanariennuß seine Spezialnahrung ist. Die Schale dieser Nuß ist so außerordentlich hart, daß nur ein schwerer Hammer sie sprengt; sie hat eine dreikantige Gestalt mit glatter Außenseite. Die Art und Weise, wie der Vogel diese Nüsse öffnet, ist sehr merkwürdig. Zunächst nimmt er eine quer in seinen Schnabel, hält sie durch einen Druck der Zunge fest und schneidet eine Querkerbe durch eine seitliche sägende Bewegung seines scharfschneidigen Unterschnabels hinein. Dann nimmt

er die Nuß in seinen Fuß, beißt ein Stück eines Laubblattes ab und hält die Nuß mit der tiefen Kerbe seines Oberschnabels fest: durch das elastische Blattgewebe wird sie am Abgleiten verhindert, der Kakadu setzt die Kante des Unterschnabels in die zuerst geschnittene Kerbe und sprengt durch einen kraftvollen Ruck ein Stück der Schale heraus. Dann nimmt er die Nuß wieder in seine Klauen, zwängt die sehr lange und scharfe Spitze des Schnabels hinein und nimmt nun von dem Kern, der gepackt wird, Stück auf Stück mit der vorstreckbaren Zunge. So scheint jede Einzelheit in Form und Struktur dieses außergewöhnlichen



Abb. 44. Sciurus bangkanus Hg. Eichhörnchen des malayischen Archipels, welches Kokosnüsse ausfrißt, indem es durch ein genagtes Loch ganz ins Innere hineinkriecht. Die Fasern der äußeren Hülle verwendet es zum Nestbau. Orig. nach der Natur.

Schnabels ihre Bedeutung zu haben, und man kann wohl begreifen, daß die schwarzen Kakadus sich im Wettbewerb mit ihren lebhafteren und zahlreicheren weißen Vettern erhalten haben, da sie die Kraft hatten von einer Nahrung zu leben, die kein anderer Vogel aus seiner steinharten Schale zu lösen vermochte." (Wallace).

Ähnliche Anpassungen wie bei diesen und anderen malaiischen Kakadus kommen bei den südamerikanischen Araras vor, die mit ihrem gewaltigen Schnabel Palmnüsse zu öffnen vermögen, die dem Schlag eines schweren Hammers widerstehen.

Samenfressende Säugetiere finden sich vor allem unter den Nagetieren, auch einige Affen sind hier anzuführen. Unter den Nagetieren gibt es eine große Anzahl von Körner- und Nußfressern. Die Hamster (Cricetus frumentarius L.), welche nicht nur Getreide fressen, sondern sogar Wintervorräte von solchen in ihren Bauten anlegen, die Feldmäuse, Springmäuse, Erdhörnchen (Spermophilus) und viele andere sind charakteristische Beispiele dieser Ernährungsart. Die Eichhörnchen (Sciuriden) sind Vertreter jener Nagetierformen, welche sich von Nüssen ernähren. Wie unsere Eichhörnchen die Haselnüsse, Buchеckern, Eicheln usw. lieben, ist ja allbekannt. Weniger verbreitet sind Kenntnisse über die exotischen Eich-

hörnchen, von denen eine Form (Sciurus bangkanus Hg.) z. B. sogar die Hüllen der Kokosnüsse zu öffnen vermag. Es schält zunächst einen Teil der faserigen Außenschale ab; das Fasermaterial verwendet es übrigens beim Bau seines Nestes. Dann bohrt es ein kreisrundes Loch von der Größe eines Fünfmarkstücks in die innere harte Schale, steigt durch dasselbe in das Innere der Nuß und frißt sie von innen aus (s. Abb. 44).

An dieser Stelle sind auch diejenigen Früchte- und Samenfresser zu erwähnen, die ich oben als Fruchtparasiten bezeichnete. Es sind das Pflanzenfresser, welche im lebenden Körper der Frucht hausen, wie die Tierparasiten im lebenden tierischen Organismus. Wir haben ähnliche Formen schon oben unter den Minierern kennen gelernt, und bei den Wurzel-, Holz- und Rindenbewohnern gibt es ja eine ganze Menge von Arten, die keinen Unterschied zwischen den lebenden und unbelebten Körperteilen ihrer pflanzlichen Opfer machen. Nun wir können die Fruchtparasiten ebensogut Fruchtminierer nennen; denn in der Lebensweise unterscheiden sie sich nicht von den Blatt- und Stengelminierern. Es handelt sich vorwiegend um Insekten, und zwar sowohl um ausgewachsene Stadien als auch besonders um Larven.

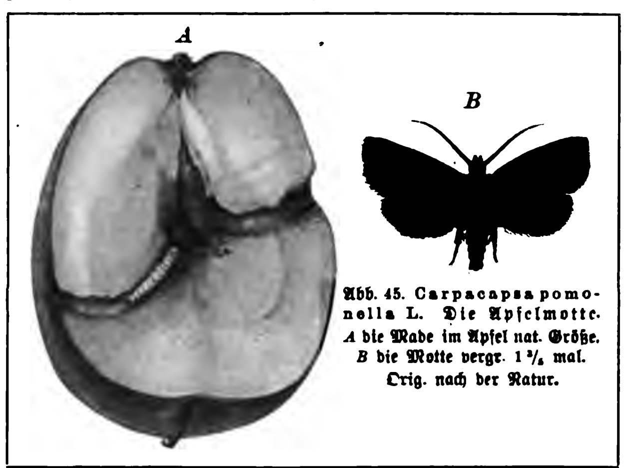


Abb. 45. Carpacapsa pomonella L. Die Apfelmotte. *A* die Made im Apfel nat. Größe. *B* die Motte vergr. 1 $^3/_4$ mal. Orig. nach der Natur.

Die Fruchtminierer unter den Insektenlarven sind uns allen wohlbekannt; wir sind ihnen nicht sehr wohlgewogen, denn sie haben uns schon manchen Ärger verursacht. Sie sind es, die wir als „Würmer" im Obst antreffen und deren koterfüllte Miniergänge uns die Äpfel und Birnen, Kirschen und Zwetschen, Himbeeren und Brombeeren, Nüsse und Haselnüsse so unappetitlich machen können. Alle diese sogenannten Würmer, die wir da finden, sind also keine richtigen Würmer, sondern Larven von Insekten. Sie sehen allerdings bis zu einem gewissen Grade wurmähnlich aus; denn sie sind weißlich farblos, viele von ihnen haben keine Füße, keine Augen. Kurz es sind sogenannte Maden und Raupen, Insektenlarven, welche infolge ihrer besonderen Lebensweise ähnliche Anpassungen zeigen wie etwa parasitische Würmer. Die vollkommen angepaßten unter ihnen haben alles verloren, was sie nicht brauchen, die vom Licht abhängige und eventuell schützende Farbe, die dicke gegen Austrocknung und Feinde schirmende Haut, die zu rascher Bewegung tauglichen Gliedmaßen, die zur Orientierung im Freien notwendigen Augen. Dafür haben sie Anpassungen gewonnen, die sie zum Leben in ihrem Schlaraffenland, in der Nahrungsmasse selber, befähigen. Vorrichtungen, um den Körper langsam durch das Fruchtfleisch hindurchzuschieben, Mundwerkzeuge, um sich durchzufressen usw.

Sie sind alle durch die gleiche Lebensweise einander so ähnlich geworden, diese Maden und Raupen, welche das Obst „wurmstichig" machen, und doch gehören sie ganz verschiedenen Gruppen des Insektenreiches an. Wir werden gleich freundlicher gegen sie gestimmt, wenn wir hören, was diese Würmer wirklich sind, daß z. B. der Wurm aus dem Apfel die Raupe eines kleinen Schmetterlings, einer Motte (Apfelwickler Carpocapsa pomonella L.) ist, ebenso die Larve in der Pflaume (Pflaumenwickler C. funebrana Tr.); in den unreif abgefallenen Pflaumen findet man, wenn man von dem seitlichen Loch, an dem meist eine Harzträne sitzt, den Gang zum Kerne verfolgt, eine rötlichgelbe, wanzenartig riechende

Larve, die zwanzig Beine hat, auch hat sie Augenpünktchen. Das ist also keine Raupe, auch keine Made, sondern die Larve einer Blattwespe, der Pflaumensägewespe (Hoplocampa fulvicornis Kl.). In den Kirschen dagegen finden wir echte Maden, und zwar handelt es sich hier um Fliegenmaden; die Kirschenfliege (Spilographa cerasi L. = Trypeta signata Mg.) ist eine reizende kleine Fliege mit schön schwarz gescheckten Flügeln.

Diese letztere gehört in eine Gattung, welche eine große Anzahl von Samen- und Fruchtfressern umfaßt. Diese „Scheckfliegen" aus der Gattung Spilographa haben im weiblichen Geschlecht eine röhrenförmig verlängerte Hinterleibsspitze. Mit derselben bohren sie Pflanzen an und versenken bei jedem Stich ein Ei in das nahrungspendende Gewebe. So kommen Arten in den Hagebutten, in den Beeren der Berberitze und des Geisblattes, aber auch in den Samenanlagen von Korbblütlern usw. vor. Von der Entwickelung der Kirschenfliege und ihrer Made gibt Taschenberg eine anschauliche Schilderung, der wir folgendes entnehmen: „Sobald sich die Kirschen rot färben, stellen sich die befruchteten Weibchen um die Mittagszeit auf denselben ein, spazieren mit gehobenen Flügeln gemächlich darauf herum, bis jedes dann in der Stielnähe auf der Kirsche sitzen bleibt, mit der Hinterleibsspitze in das noch harte Fleisch einbohrt, ein weißes Ei in die Wunde gleiten läßt und schließlich über letztere mit derselben Legeröhre, mit welcher es verwundete, hinwegstreicht, um die Oberfläche der Kirsche wieder zu glätten und zum baldigen Vernarben vorzubereiten. Hierauf begibt es sich auf eine zweite, dritte, noch nicht verletzte Kirsche und bringt auf diese Weise seinen mäßig großen Vorrat an Eiern unter. Die bald ausschlüpfende Larve saugt nun an dem Fleische, macht es wasserreicher als das gesunde und ist mit der Reife der Frucht in der Regel erwachsen. Dann bohrt sie sich an der Stelle, wo sie den Eingang gefunden hatte, auf die Oberfläche, kriecht hier, mit dem vorderen Körperteile hin- und hertastend, einige Zeit herum und läßt sich dann auf den Boden fallen. Manchmal ist die stielgelockerte Kirsche mit der Larve abgefallen und wird von ihr an der Stelle verlassen, wo der Stiel saß. Unter schlangenartigen Windungen ist die Larve bald unter die Erde verschwunden. Hier höhlt sie einen Raum, zieht ihren Körper mehr und mehr zusammen, erhärtet in ihrer Haut allmählich zu einem gelblichen, hinten mit zwei rötlichen Erhabenheiten versehenen Tonnenpüppchen, überwintert als solches und entläßt schließlich im Mai die hübsche Fliege."



Abb. 46. Balaninus nucum L.
A Käfer eine Haselnuß anbohrend (vergr.), B Made im Innern der Nuß (nat. Größe). Orig. nach der Natur.

Hier sahen wir also das Eindringen der Made an den Ort, wo sie genug Nahrung findet, durch die Tätigkeit des Legebohrers der Mutter gewährleistet, während bei anderen solchen Fruchtminierern das Ei an der Oberfläche abgesetzt wird und die ausschlüpfende

Larve die Arbeit des Einbohrens selber zu leisten hat. Die Arbeit der Mutter und der Kinder ist natürlich in all den Fällen eine relativ leichte, in denen es sich um weiches Fruchtfleisch handelt. Sie wird eine beträchtlichere, wenn es sich um hartschalige Nüsse und feste Samen handelt. Wir alle haben schon mit Enttäuschung die tauben Haselnüsse aufgeknackt, deren vorsichtige Untersuchung uns schon vorher durch ein rundes Bohrloch hätte warnen können. In der Nuß finden wir statt des süßen Kernes eine fette Made, die ihn aufgefressen hat oder, wenn ein Bohrloch vorhanden war, nur ihren Kot. Das Ei, aus welchem sie sich entwickelte, war durch ein später vernarbtes feines Loch, das die Mutter in die Schale der jungen Nuß genagt hatte, in deren Inneres gelangt. Und zwar war die Mutter ein kleiner grauer Rüsselkäfer (Balaninus nucum L.), dessen nagende Mundwerkzeuge auf einem langen, dünnen Stiel, auf dem Rüssel, weit vor den Augen befestigt sind. Und dieses Instrument, das bei starker Vergrößerung fast aussieht, als sei es aus dem Instrumentenkasten eines modernen Chirurgen genommen, dient auch dazu, das Ei tief ins Innere der grünen Nuß zu praktizieren. Durch das große Loch, welches die schon gebräunten Nüsse aufweisen, hat die erwachsene Larve zur Verpuppung die leergefressene gastliche Stätte wieder verlassen.

So kommen Larven von Fliegen, Käfern, Motten vielfach in den Samen wilder und vom Menschen angebauter Pflanzen vor, so kleine Rüsselkäfer aus der Gattung Apion in den Samen von Kleearten.

Andere leben in den Schoten von Leguminosen und fressen von außen die Samen an, wie die Larven der Erbsenfliege (Cecidomyia pisi Winn.) und der verschiedenen Erbsenwickler (Graptolitha dorsana Fb., G. nebritana Fisch. und G. tenebrosana Dgl.). Diese Formen leben nur an den grünen Erbsen, und ehe sie gelb werden, haben sie zur Verpuppung die Schoten bereits verlassen. Sind die Erbsen gelb und geerntet, so werden sie als Wintervorrat eingetan. Zu unserer Überraschung können wir dann nicht selten im Frühling entdecken, daß unsere so gesund aussehenden Erbsen einen Insassen beherbergen, der im Lauf des Winters herangewachsen ist. Durch die Wand der Erbse sehen wir an einer Stelle etwas Schwärzliches durchschimmern; durchbrechen wir dort die Wand, so finden wir einen dunklen Käfer, der dort aus seiner Puppenhülle ausgekrochen ist und sich schon ein kreisförmiges Ausflugsloch zu nagen begann. Es ist das einer der zahlreichen Samenkäfer (Bruchus pisi L. oder B. rufimanus Schh. Abb. 47). Seine Mutter hatte ihre Eier in den Fruchtknoten der Erbsenblüte vor oder kurz nach deren Verblühen geklebt, und die Made war in die junge Hülse, dann innerhalb derselben in eine junge Erbse eingedrungen, mit welcher gemeinsam sie gewachsen war.

Solche Formen mit ähnlicher Lebensweise gibt es viele in allen möglichen Samen, vom nahe verwandten Linsenkäfer (Bruchus lentis Kogi.) und dem gemeinen Samenkäfer (Bruchus granarius L.) aus Bohnen und Wicken bis zu jenen Formen, welche das groteske Phänomen der „lebenden Bohnen" „indischen" oder „mexikanischen" Bohnen verursachen. Es sind dies Motten- (Carpocapsa saltitans) bzw. Käferlarven, welche in den bunten, schwarz und rot gefärbten Samen einer mexikanischen Euphorbiacee (Sebastiana pavoniana) vorkommen. Man kann diese Samen nach Europa bringen, ohne daß inzwischen der Bewohner abgestorben wäre Und wenn man nun eine Schachtel dieser „Bohnen" im warmen Zimmer auf den Tisch stellt, so beginnen sie in eigentümlicher Weise sich zu bewegen, indem sie sich überschlagen, wackeln, ins Rollen geraten. Dabei hört man ein leise knisterndes Geräusch, das der in der Bohne seinen Schwerpunkt verlagernde Käfer hervorruft, der an dem „Leben" dieses Samens die Schuld trägt. Ähnliche Erscheinungen verursacht bei den Samen der Tamariske die Larve des Käfers Nanodes tamarisci.

Zu denjenigen Fruchtminierern, welche als Spezialisten eine besondere Beachtung verdienen, gehören jene Insektenlarven, welche in den vielfach steinharten Samen einiger exotischer Pflanzen leben. Eine südamerikanische Palmenart (Phytelephas macrocarpa R. et P.) produziert Früchte, die unter dem Namen von Stein- oder Elfenbeinnüssen, oder vegetabilischem Elfenbein in großen Massen (1903 147171 Doppelzentner im Wert von 3027150 Mk. in Hamburg allein) eingeführt und zu Drechslerarbeiten, vor allem aber zur Knopffabrikation verwandt werden. Vielfach sind diese Nüsse nun von Insekten angebohrt, und man findet in ihnen die Larven des Rüsselkäfers Caryoborus nucleorum J. Ferner sind die Käfer und Larven von Skolytiden imstande, die harte Substanz der Nuß zu benagen und als ausschließliche Nahrung zu verwenden. Einer davon ist Coccotrypes Eggersii Hagedorn, dessen Fraßgänge eine eigenartige Anordnung zeigen. Es scheint nämlich, daß, während die verzweigten Gänge, in deren Enden die Larven fressen und ihre Puppenwiegen ausnagen, tief im Innern der Nuß liegen, die Mutterkäfer in besonderen an der Oberfläche gelegenen Gängen ihre Nahrung sich beschaffen. Doch besuchen sie offenbar immer wieder die Larvengänge, denn dieselben sind blitzblank und von jeder Spur von Larvenkot gereinigt. Hier muß also das Muttertier sich selbst in die harte Frucht hineinfressen, um der Larve einen Ort zu schaffen, an dem sie sich ungestört entwickeln kann und Nahrung findet.

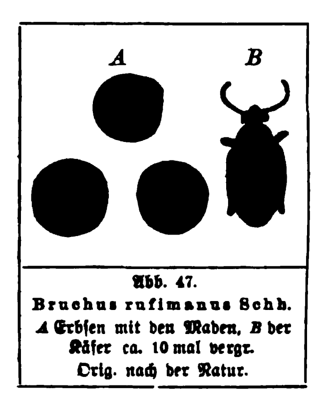


Abb. 47. Bruchus rufimanus Schh. A Erbsen mit den Maden, B der Käfer ca. 10 mal vergr. Orig. nach der Natur.

Manche Insektenlarven machen keinen großen Unterschied zwischen den verschiedenen Entwickelungszuständen der Knospen, Blüten und Früchte usw. So bohrt sich die Raupe eines wichtigen Baumwollenschädlings in Ägypten in die Blütenknospen oder jungen Kapseln ein und zerstört deren Inhalt. Es ist das der sogenannte Kapselwurm (Earias insulana); die erwachsene Raupe spinnt sich außerhalb der Kapseln an diesen selbst oder am Stamm in einem kahnförmigen Gespinnst ein; aus der Puppe kriecht ein grüner oder gelber Schmetterling, der zur Familie der Cymbiden gehört. 1910 fand sich auf den Baumwollfeldern fast keine Kapsel, in der nicht eine Raupe hauste, oder die nicht schon von einer solchen zerstört gewesen wäre. Auch in Indien tun Eariasarten großen Schaden an der Baumwolle, so betrug im Punjab im Jahre 1905 der durch diese Raupe verursachte Verlust der Pflanzer 40000000 Mark.

Ähnlich tätig sind die verschiedenen **Blütenstecher**, unter denen ich hier den Apfelblütenstecher (Anthonomus pomorum L.) anführen will, einen kleinen Rüsselkäfer, dessen Larve in den Apfelblüten große Verwüstungen anrichtet, während der fertig entwickelte Käfer die Blüten sofort verläßt und anderswo seine Nahrung sucht.

Die höchste Form des Spezialistentums unter den Pflanzenfressern finden wir unter den Formen vertreten, die ihre Nahrung in den Blüten suchen. Alle Blütenteile haben ihre Liebhaber, von denen manche die ganze Blüte, das Äußere und das Innere von ihr wahllos verzehren, während andere nur einzelne der Blütenteile oder Blütenprodukte lieben. Wir haben oben schon von einigen Insekten gehört, daß sie ihre Eier in Blütenknospen ablegen; die entstehenden Larven fressen in manchen Fällen alle sich entwickelnden Teile der Blüte, in anderen leben sie nur von bestimmten Teilen, z. B. den Samenanlagen. Einige wenige Tiere leben ausschließlich von Blütenblättern, so einige Noctuenraupen, viele Käfer; auch ist von manchen fruchtfressenden Tieren bekannt, daß sie die süßsaftigen, fleischigen Blumenkronenblätter mancher Blumen sehr lieben, z. B. die Flughunde und andere Fledermäuse, auch Kolibris und andere Vögel; ziemlich viele Arten, besonders Insekten, leben

vom Blütenstaub, vom Nektar der Blüten usw. Wir werden eine Reihe solcher Formen gleich näher kennen lernen.

Wir wollen aber die ganze Kategorie der blütenbesuchenden Tiere unter einem einheitlichen Gesichtspunkt betrachten. Sehr viele der Tiere, welche Nahrung suchend zu den Blumen kommen, müssen für das, was sie von den Blumen empfangen, gleichsam einen Preis bezahlen. Sie müssen für die erhaltene Wohltat einen Gegendienst leisten. Das hängt folgendermaßen zusammen:

Die Blumen sind die Fortpflanzungsorgane der Blütenpflanzen, sie enthalten die zu befruchtenden Eizellen und in den Pollenkörnern die männlichen Elemente, welche die Eizellen zu befruchten haben. Wie bei den Tieren durch mannigfache Mittel dafür gesorgt ist, daß männliche und weibliche Elemente zusammenkommen, so existieren auch bei den Pflanzen entsprechende Einrichtungen. Bei all jenen Pflanzen, bei denen besondere Blüten die männlichen und besondere Blüten die weiblichen Geschlechtszellen erzeugen, sehen wir leicht ein, daß Transportmittel besonderer Art notwendig sind, um die Befruchtung zu sichern. Und das gilt sowohl für diejenigen Fälle, in denen auf einer Pflanze männliche und weibliche Blüten vereinigt sind, als auch für jene, in denen wir ganze männliche und weibliche Pflanzen vor uns haben, deren jede immer nur Blüten eines Geschlechtes erzeugt. Immer ist da von Blüte zu Blüte ein Zwischenraum zu überwinden, den das der Bewegungsorgane entbehrende Pollenkorn nicht aus eigener Kraft überwinden kann. Schwerer ist es schon zu verstehen, warum ein komplizierter Umweg auch in den Fällen eingeschlagen wird, in denen die gleiche Blüte männliche und weibliche Organe enthält; das ist ja etwas sehr Häufiges und Gewöhnliches, und die meisten uns eng vertrauten Blumen sind ja solche Zwitterblumen.

Wir wissen nicht, aus welchem Grunde es geschieht und was für tiefere biologische Zusammenhänge dabei mitwirken, aber wir haben durch vielfältige Erfahrung in den letzten 150 Jahren die Tatsache kennen gelernt, daß in der Natur eine Menge von Einrichtungen getroffen sind, um dauernde, generationenlang wiederkehrende Kreuzung zwischen nahen Verwandten zu verhindern. Ganz besonders klar tritt uns das in der Pflanzenwelt entgegen.

Zwar kommt in einer ganzen Reihe von Fällen auch bei Pflanzen Autogamie, also z. B. Befruchtung in der gleichen Blüte vor, indem etwa der Pollen auf die Narbe des Fruchtknotens gerät, ohne daß die Blüte sich geöffnet hätte. Aber besonders bei den Blütenpflanzen erscheinen solche Vorkommnisse stets als Ausnahmen; es handelt sich da immer um Pflanzen, welche unter besonders ungünstigen Verhältnissen, also z. B. in hohen polaren Breiten, um ihre Existenz kämpfen. Sonst finden wir bei den Pflanzen sogar allerhand Einrichtungen, die wir nicht anders deuten können denn als Vorrichtungen zur Verhinderung der Selbstbefruchtung. Ja, auf den Narben mancher Pflanzen wirkt der eigne Pollen, wenn man ihn künstlich überträgt, vergiftend für die ganze Blüte.

In vielen anderen Fällen gelingt es aber ohne weiteres, künstlich Autogamie herbeizuführen. Das hat nun oft gar keine erkennbaren schädlichen Folgen. Wie aber Darwin in einem großen, an wichtigen Versuchen reichen Werk gezeigt hat, ist die Autogamie bei vielen Pflanzen von schädlichen Folgen für die Fruchtbarkeit, für die Lebenskraft der Nachkommen usw. begleitet. Auch sind es, wie neuerdings betont wird, vor allem die langlebigen Pflanzen, welche auf Fremdbestäubung angewiesen sind. Aber alle Versuche und Theorien haben es nicht ganz klar machen können, warum bei so vielen Pflanzen Selbstbefruchtung so ängstlich vermieden und warum Fremdbefruchtung mit allen Mitteln angestrebt wird.

Hier in diesem Zusammenhang kann uns die durch Tausende von Beobachtungen belegte Tatsache genügen, daß die Fremdbestäubung in der oft raffiniertesten Weise in der

Natur gesichert wird. Dabei wird natürlich der Pollen einer Blüte oft auf einem langen und weiten Weg bis auf die Narbe einer anderen Blüte geschafft. Als Transportmittel dienen dabei Wind, Wasser und lebende Tiere. Die beiden ersteren Transportmittel können wir hier unberücksichtigt lassen, dagegen müssen uns die Tiere als Befruchtungsvermittler der Blüten etwas ausführlicher beschäftigen.

Damit die Tiere den Pollen von einer Blüte zur anderen transportieren, müssen die Tiere selbst Besonderheiten aufweisen, die sie zu Trägern des Blütenstaubs geeignet machen. Bei den Pflanzen, deren Pollen durch Wind oder Wasser vertragen wird, sind die einzelnen Pollenkörner im reifen Zustand wohl voneinander gesondert, sie haben glatte, trockene Oberflächen und bilden ein loses Pulver. Wem wäre nicht schon der gelbe Pollen der Haselnußstauden oder der Kiefernbäume vom Frühlingswind ins Gesicht geblasen worden. Bei den Blumen, die für die Vermittelung der Befruchtung auf die Mithilfe der Tiere angewiesen sind, finden wir meist Pollenkörner mit rauher, klebriger Oberfläche, welche leicht untereinander und mit fremden Gegenständen verkleben. So kleben sie auch leicht am Körper blumenbesuchender Tiere an, bei denen Federn, Fluren von Haaren und Borsten, Skulpturen besonderer Art usw. das Anhaften fördern.

Die Blütenbesucher müssen aber sonstwie in ihren Körperformen geeignet sein, um die zarten Blumen zu besuchen, ohne sie zu zerstören. Ihre Lebensgewohnheiten müssen sie zwingen, regelmäßig die Blüten aufzusuchen, ihre Bewegungsorgane müssen geeignet sein, die Blüten an ihren oft so luftigen Standorten zu erreichen, ihre Sinnesorgane müssen ihnen gestatten, die Blüten oft aus größter Ferne zu erkennen.

Nun, es gibt genug Tiere, welche diesen Anforderungen genügen; was die Mehrzahl von ihnen zu den Blüten führt, ist der Trieb, für sich oder ihre Nachkommen dort Nahrung zu finden. Und zwar sucht die Mehrzahl der Besucher der Blüten in ihnen Blütenstaub und Honig, eines von beiden oder beides gleichzeitig. Der Blütenstaub, der die ganzen dem Befruchtungszweck dienenden männlichen Zellen enthält, ist protoplasma- und damit eiweißreich. Der Honig oder Nektar der Blüten dagegen ist hauptsächlich aus Kohlehydraten (Zucker) zusammengesetzt und ist daher fast frei von Stickstoff. Während also die Tiere, welche Pollen fressen, mit diesem allein für ihre Ernährung auskommen können, müssen die Honigfresser neben dem Honig noch stickstoffhaltige Nahrung aufnehmen, was zu sehr eigenartigen Besonderheiten ihrer Biologie führt.

Die Massen von Pollen und Honig, welche die Natur den Tieren als sozusagen überschüssiges Produkt des Pflanzenkörpers darbietet, sind ungeheuer groß. Im Frühsommer ist oft die ganze Luft von dem Blütenstaub der blühenden Grasarten, der Nadelbäume und vieler Blumen erfüllt; bei manchen empfindlichen Menschen wird zu dieser Zeit dadurch das Heufieber oder der Heuschnupfen ausgelöst. Die stehenden Gewässer sind dann mit einer ganzen Lage von Blütenstaub überzogen, der Schnee des Hochgebirges, das Eis der Gletscher zeigt einen deutlichen Anflug dieser so verschwenderisch ausgestreuten organischen Substanzen. Gar mancher Mikroskopiker ist schon durch die eigenartig geformten Pollenkörner der Koniferen oder des Bärlapp, die sich oft im Wasser oder im Moos usw. lange Zeit unverändert erhalten, in empfindlicher Weise aufs Glatteis geführt worden; er hat sie wohl für seltsame Mikroorganismen oder für ihre Gehäuse oder wer weiß für was alles erklärt. Auch der Honig wird in den Blüten in erheblichen Mengen produziert; davon können uns am besten die Bienen überzeugen. Kann doch ein Stock in guter Zeit in wenigen Wochen leicht seine 80—100 Pfund Honig zusammenbringen.

Also diese beiden Produkte suchen viele Tiere in den Pflanzen, nicht wenige von ihnen

ohne die Pflanze dabei zu schonen oder gar ihr Gegendienste zu leisten. So kommt es vielfach vor, daß ausgesprochen windblütige Pflanzen viel Insektenbesuch an ihren männlichen Blüten bekommen; die Insekten (Käfer, Wespen, Bienen usw.) fressen oder sammeln den Blütenstaub, besuchen aber die weiblichen Blüten der gleichen Pflanze überhaupt nicht, so daß sie für die Übertragung des Pollens gar nicht in Betracht kommen. Dasselbe Tier aber, welches die eine Blüte als zweckloser Fresser besucht hat, wird vielleicht auf der nächsten besuchten Pflanze in den Dienst der Blüte gezwungen. Wir wollen uns einmal einige solche Blütenbesucher genauer ansehen.

Es gibt eine ganze Anzahl von Vögeln, welche Blumen regelmäßig besuchen, und zwar wollen wir hier speziell von tropischen Formen sprechen. Zwar lieben auch bei uns manche Vögel sehr die süßen, honighaltigen Teile von Frühlingsblumen. So ist ja sehr bekannt, daß Singvögel, z. B. Dompfaffen, im Frühling gern über die Blüten der Primeln herfallen und mit Geschicklichkeit den Teil herauspicken, in welchem der Nektar angesammelt ist. Aber das sind nur gelegentliche Schleckereien bei Tieren, die sich in der Hauptsache von anderen Substanzen ernähren. Nur in den Tropen können ja die Tiere im Lauf des ganzen Jahres blühende Blumen finden und nur da lohnt es sich für große, langlebige Tierarten, sich an die Ernährung mit Blütenprodukten in einer mehr oder weniger vollkommenen Weise anzupassen.

So finden wir denn auch tatsächlich die an den Blütenbesuch angepaßten Vögel vorwiegend in den Tropen, und nur einzelne Vertreter der oft sehr artenreichen Familien oder Gattungen, die sich vorwiegend von Blütenprodukten ernähren, dringen in die gemäßigte Zone mehr oder weniger weit vor. In den östlichen Tropen gibt es große auffallende Vögel, die in den Blüten von Bäumen Honig suchen. Es sind dies Papageien, speziell die Formen aus der Familie der Pinselzüngler (Trichoglossidae). Diese vielfach in ganzen Schwärmen die Wälder Indonesiens, Australiens und Polynesiens belebenden farbenprächtigen Papageien suchen mit Vorliebe die Blüten von Palmen auf. In ihnen finden sie große Mengen von Honig, und außerdem fressen sie auch von dem reichlich vorhandenen Blütenstaub. So hat Dahl im Bismarckarchipel nachgewiesen, daß Papageien aus der Gattung Charmosyne an Palmen und anderen Waldbäumen Pollen fressen, der bei geschossenen Exemplaren im Magen aufgefunden wurde. Von einigen Arten ist auch bekannt, daß sie selbst die Blütenblätter nicht verschmähen, z. B. Trichoglossus palmarum ist auf den Neuen Hebriden beobachtet worden, während er die ganzen Blüten der Kokospalme auffraß. Auch die anderen Arten, neben den Trichoglossiden, z. B. Arten der Gattungen Coryllis und Platycercus fressen übrigens außer den Blütenprodukten auch allerhand andere Dinge, z. B. Früchte, Pflanzensamen usw. Jedenfalls spielt aber Honig und wahrscheinlich auch Pollen bei ihrer Ernährung eine wesentliche Rolle. Moseley und andere haben beobachtet, daß Exemplaren von Trichoglossusarten, wenn sie aus den Blütenbüscheln der Palmen heruntergeschossen wurden, ganze Eßlöffel klaren Honigs aus dem Schnabel herausliefen.

Zur Aufnahme des Honigs und Pollens dienen den Trichoglossiden ihre eigentümlich ausgebildeten Zungen. Wie alle Papageien besitzen sie dicke fleischige Zungen, welche aber im vorderen Teil eine Art von Pinsel oder Bürste tragen. Diese besteht aus dicht stehenden Borsten, deren jede $1^1/_2$ bis 2 mm lang ist und einen ovalen Querschnitt besitzt. Es können 250—300 solcher Borsten oder richtiger gesagt von Papillen mit verhorntem und eigenartig zerschlissenen Epithelüberzug vorhanden sein. Mit dieser Bürste bürsten die Papageien den Blütenstaub ab und lecken den Honig auf.

Solche Pinselzungen sind auch bei Honigfressern (Meliphagiden) vorhanden; diese bilden eine artenreiche australische Familie, welche außer dem Honig und Pollen der Eukalypten,

Banksien und anderer reichblühender Bäume des Buschwaldes auch Insekten fressen. Deren Zunge erscheint geeignet, den Honig auch aus tiefer gelegenen Blütenteilen herauszupinseln. Sie ist relativ lang, gespalten und jede Hälfte in 4—8 spiral aufgerollte Fäden zerschlissen. (Abb. 51 S. 97.)

Mehr als Spezialisten an den Blumenbesuch angepaßt sind zwei Familien von Vögeln, welche durch ihre Lebensweise, ihre reizvolle Erscheinung und die Farbenpracht ihres Gefieders seit jeher die Aufmerksamkeit der Reisenden in hohem Maße erregt haben. Die

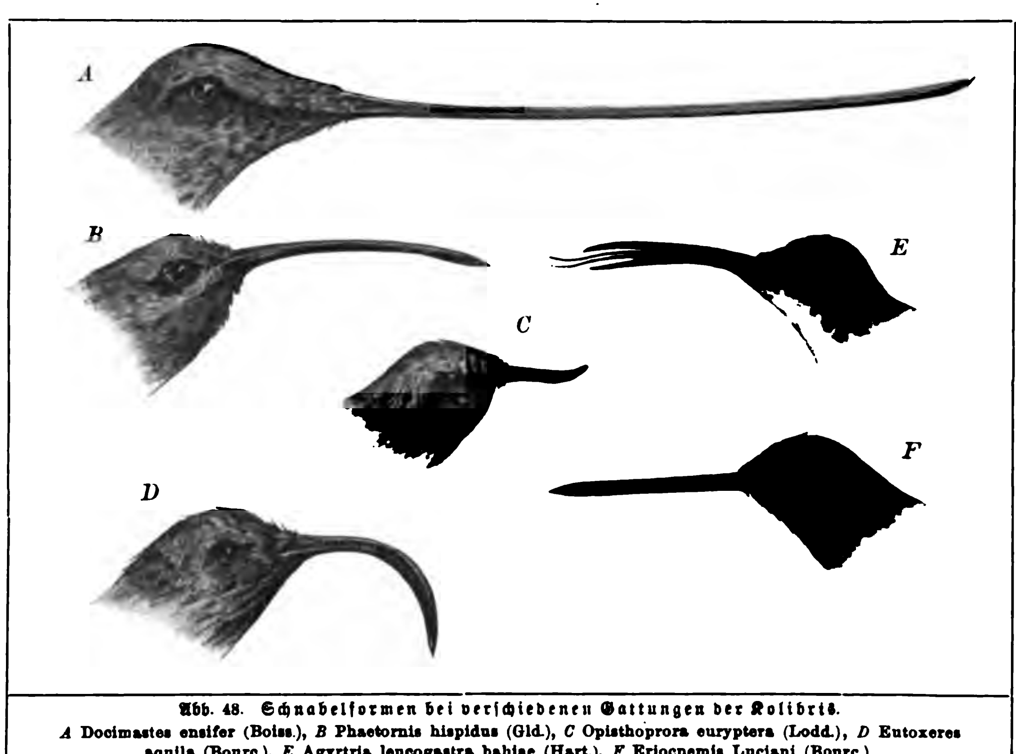


Abb. 48. Schnabelformen bei verschiedenen Gattungen der Kolibris.
A Docimastes ensifer (Boiss.), *B* Phaetornis hispidus (Gld.), *C* Opisthoprora euryptera (Lodd.), *D* Eutoxeres aquila (Bourc.), *E* Agyrtria leucogastra bahiae (Hart.), *F* Eriocnemis Luciani (Bourc.).
Orig. nach der Natur. Nat. Größe.

beiden Familien ersetzen einander vollkommen in den Tropen der alten und der neuen Welt. Es ist geradezu, als sei die Ernährungsmöglichkeit mit Hilfe der Blütenprodukte in beiden Erdhälften auf gesondertem Wege allmählich ausgenützt worden, und als habe sie den zwei ganz verschiedenen Familien kleiner Vögel im Laufe der Zeit allmählich in ganz übereinstimmender Weise die geeigneten Anpassungen aufgeprägt. Ich habe selbst in Amerika die Kolibris und in Asien die Nectarinien beobachtet und habe manchen genußreichen Augenblick erlebt, wenn die zierlichen, schimmernden Vögel, wie prachtvolle Insekten anzusehen, die Blüten umschwirrten. Die Kolibris sind ausschließlich in Amerika verbreitet, beleben in zahlreichen Arten die tropischen Distrikte von Zentral- und Südamerika, senden aber nur einige wenige Arten nordwärts bis Kalifornien und Nordkarolina und darüber hinaus und südwärts bis Patagonien.

Im Hauptverbreitungsgebiet, also in Zentralamerika, in Kolumbien, Venezuela, Ekuador, Brasilien und Peru sind die Kolibris durch eine große Menge von Arten vertreten, die oft je nur einen sehr kleinen Verbreitungsbezirk haben. Diese Arten, die vielfach durch große Verschiedenheiten vor allem des Schmuckgefieders der Männchen ausgezeichnet sind, besitzen

auch Schnäbel von außerordentlicher Verschiedenheit in Form und Dimensionen. Die Abb. 48 zeigt eine Zusammenstellung der charakteristischsten Formen. Da gibt es lange, schwertförmige Schnäbel, solche, die nach oben und nach unten hakenförmig gekrümmt sind, usw. Stets sind aber die Schnäbel fein und zart gebaut und erinnern geradezu an die feinen Zänglein und sonstigen Apparate eines modernen Chirurgen. Sie sind auch dazu bestimmt, wie Sonden oder Pinzetten in die zarten Röhren von Blumenkronen versenkt zu werden, um da nach Nahrung zu fahnden.

Sehr merkwürdig ist übrigens, daß eine Tyrannidengattung (Elaenia), ferner Coerebiden, Icteriden, Ploceiden usw., also Vögel aus ganz andern Familien, ebenfalls in Südamerika ähnliche Lebensgewohnheiten angenommen haben. Auch für Spechte, Formicariiden usw. wird Blütenbesuch angegeben.

Ein ganz entsprechendes Bild bieten uns die Schnäbel der Nectarinien, wie Abb. 49 zeigt. Die gleichen Formen kehren wieder, und sie dienen dem gleichen Zwecke, wie vor allem

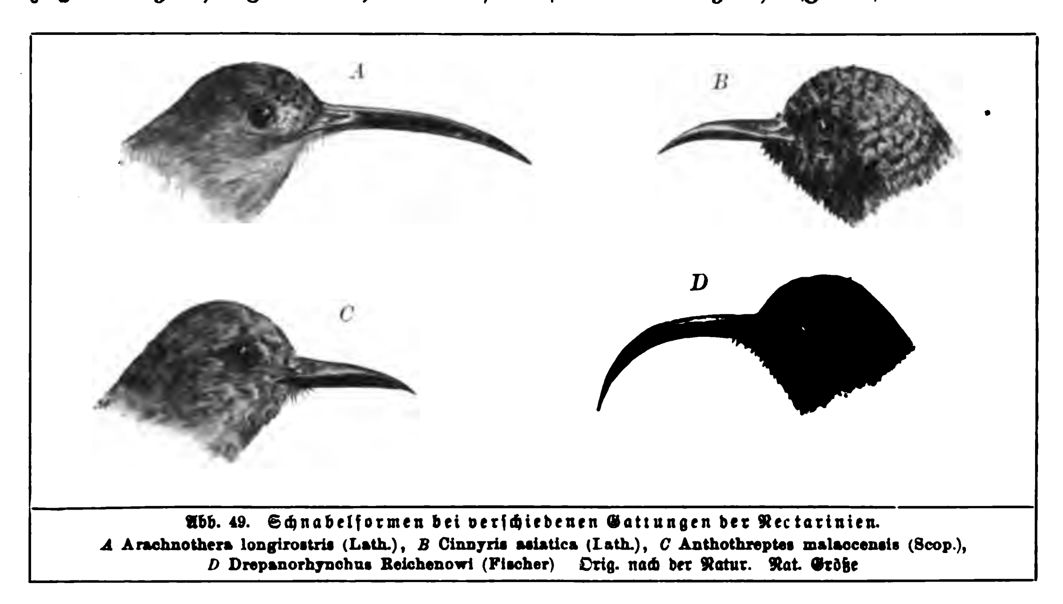


Abb. 49. Schnabelformen bei verschiedenen Gattungen der Nectarinien.
A Arachnothera longirostris (Lath.), *B* Cinnyris asiatica (Lath.), *C* Anthothreptes malaccensis (Scop.), *D* Drepanorhynchus Reichenowi (Fischer) Orig. nach der Natur. Nat. Größe

an den zahlreichen Arten des tropischen und südlichen Afrika studiert worden ist. Die Nectarinien sind von Afrika über das südliche Asien bis nach Australien verbreitet und spielen da dieselbe Rolle wie die Kolibris in Amerika.

Wo ein blühender Baum seine Krone erhebt, vor allem dann, wenn seine Blüten rot oder gelb gefärbt sind, da umschwirren ihn oft zu Hunderten die Nectarinien. Und in Amerika sah ich die Kolibris im schwirrenden Flug vor mancher blühenden Liane, vor blühenden Büschen und Bäumen in der Luft schwebend. Sie tauchen, die einen wie die anderen, ihre langen Schnäbel tief in die Röhren der Blumenkronen, saugen Honig und fangen gleichzeitig vor allem die kleinen Insekten, die in den Blumen sich aufhalten. Auch wenn sie sonst auf den Pflanzen Insekten entdecken können, verschmähen sie sie nicht. Dabei sind sie echte Honigsauger; der Honig, den sie wie alle süßen Säfte begierig aufsuchen, bildet einen wesentlichen Teil ihrer Ernährung, und speziell bei den Kolibris dient diesem Geschäft die eigenartig ausgebildete Zunge. Dies Organ ist bei ihnen sehr lang und bis zur Mitte seiner Länge in zwei Hälften gespalten. (Abb. 50.) Die oberen Kanten der beiden Hälften sind nach innen eingerollt und bilden so zwei Röhren. Beim Honigsaugen bewegt der Kolibri

seine Zunge rasch vor- und rückwärts, und der dabei in die Röhren getretene Nektar wird entweder durch Saugwirkung vom Hintergrund des Mundes her oder durch Ausdrücken der Röhren am Gaumendach in den Schlund befördert. Auch die Nectarinien besitzen Zungen, welche nach dem Prinzip der im ersten Band besprochenen Fangzungen gebaut sind. Die Zungenbeinfortsätze reichen bei ihnen bis auf den Scheitel des Kopfes. Durch Vorschieben derselben wird die Zunge bis 1 cm und länger aus dem Schnabel gestreckt und erscheint da als feine, an der Spitze leicht gespaltenene Rinne, die in feinste Poren eindringen kann und den Honig regelrecht aufleckt. (Abb. 51 und 52.)

Abb. 50. Zunge des Kolibris Eulampis holoserious. Bei den Buchstaben *A*, *B*, *C* sind die entsprechenden Schnitte durchgeführt. Nach Lucas.

Die Schnabelformen der Kolibris und Nectarinien weisen uns darauf hin, daß diese Vögel zu speziellen Blütenformen in besonderen Beziehungen stehen. Und tatsächlich finden wir, daß sie beim Besuch gewisser Blüten die gleiche Rolle zu spielen haben, wie wir sie gleich für viele Insekten kennen lernen werden. Ihre Schnäbel passen nach Umfang und Form genau in die Kelche der Blumen, die von ihnen befruchtet werden. Diese Blumen sind relativ groß und am Eingang vielfach weit geöffnet, so daß der Pollen sich bald am Kopfe, bald an der Kehle oder an Federbüschelchen zur Seite der Mundwinkel abgelagert; sie sondern ferner sehr reichlich Nektar ab. Nach dem Eindruck, den z. B. Werth neuerdings gewonnen hat, besitzen die Nectarinien für die Befruchtung in der tropischen Flora Afrikas eine größere Wichtigkeit wie die Falter für die mitteleuropäische Mittelgebirgs- und Tieflandsflora. So werden z. B. die Blüten der Bananenarten (Musa, Ravenala, Strelitzia usw.) von Nectarinien befruchtet. Da sie z. T. im Schwirren saugen, z. T. aber in der Nähe der Blumen sitzend ihre Schnäbel in deren Kelche versenken, so sind die an sie angepaßten Blumen teils mit Vorrichtungen zum Niedersitzen am Blütenstand oder sonstwo versehen, teils entbehren sie solcher.

Wir wollen an dieser Stelle einschalten, daß sogar einige Säugetiere als Blütenbesucher in Betracht kommen. In Australien kommt ein kleines Beuteltier vor (Tarsipes rostratus Gerv. et Verr.), dessen Zunge lang, dünn und weit vorstreckbar ist. Mit derselben saugt das Tier Honig aus Blumen und fängt in deren Kelchen kleine Insekten. Im Zusammenhang mit dieser eigenartigen Lebensweise besitzt das Tier ein sehr reduziertes Gebiß aus kleinen Zähnchen, auch fehlt seinem Darm ein Coecum. Das ist eine auffällige Eigenschaft, die es von allen seinen meist pflanzenfressenden Verwandten unterscheidet.

Auch von einigen Fledermäusen wird berichtet, daß sie Blüten besuchen und dabei als Vermittler der Befruchtung wirken. Wir haben oben schon von den Fledermäusen gesprochen, die Blütenblätter abfressen; manche davon sollen auch Dienste bei der Bestäubung leisten, so der Kalong oder fliegende Hund Indonesiens (Pteropus edulis L.), der auf Ceylon die rosenroten Blüten der Pandanacee Freycinetia regelmäßig besucht. Eine höhere Stufe der Anpassungen an den Blütenbesuch ist durch Glossonycteris Geoffroyi Gray repräsentiert, einer Fledermaus, deren Zunge lang, dünn, pinselförmig „wie diejenige eines Kolibri" sein soll, und welche nach Hart in Trinidad an blühenden Bäumen beobachtet wurde.

Blüten werden auch sehr eifrig von Schnecken besucht, die z. B. sogar eine besondere Vorliebe für Blütenteile zeigen, die sie fressen. Einige Blüten scheinen denn nun auch von diesen Besuchern Gebrauch zu machen, und es gibt einige Angaben über Bestäubungsvermittlung durch Schnecken bei Aroideen und anderen Pflanzen, bei denen zahlreiche kleine Blüten mit Perigonrand und Geschlechtsapparaten in einer Ebene angeordnet sind.

Alle diese Tiergruppen, selbst die Vögel, treten aber als Blütenbesucher vollkommen gegen die Insekten zurück. Es gibt keine größere Gruppe unter den Insekten, deren Mitglieder nicht wenigstens gelegentlich Blüten besuchten. Erinnern wir uns nur an die Insektenversammlungen, die wir im Sommer auf unsern Wiesen auf den breiten Dolden des Bärenklau oder anderer Doldenblüten antreffen (s. Abb. 53). Da finden wir oft alle Ordnungen der Insekten repräsentiert: Netzflügler, Köcherfliegen, Skorpionsfliegen, Ohrwürmer, Wanzen, Käfer, dazu Fliegen, vielerlei Hymenopteren und Schmetterlinge geben sich da ein Stelldichein. Und es ergeben sich, wenn wir eine solche Ansammlung von Insekten beobachten, alle möglichen Abstufungen in ihrem Verhalten zur Pflanze. Die einen ruhen auf ihrer luftigen Plattform nur aus, die anderen fressen an ihren Blüten, die anderen sammeln Pollen, wieder andere saugen Honig, senken ihren Legebohrer in die Fruchtanlagen oder machen als Raubtiere Jagd auf die durch mancherlei Gaben angelockten anderen Besucher.

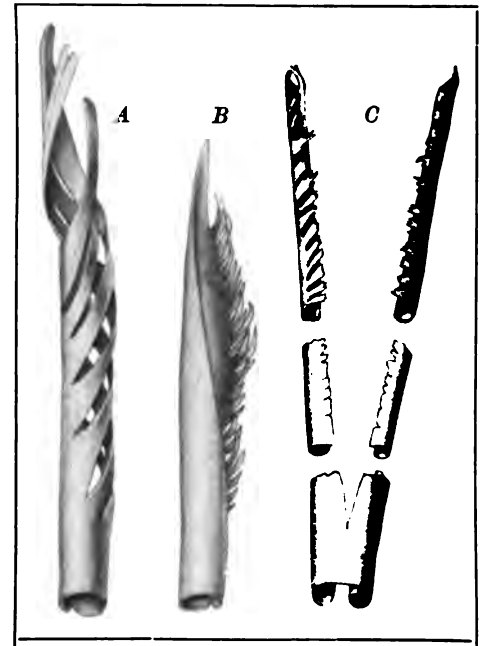


Abb. 51. Zungen von Nectarinien und Meliphagiden. *A* Zungenspitze von Anthothreptes malaccensis, *B* Zungenspitze von Cinnyris auriceps, *C* Zunge von Anthothreptes subcollaris. Nach Gadow.

Untersuchen wir die blütenbesuchenden Insekten genauer auf ihre systematische Zugehörigkeit und auf ihren Bau, so lassen sich interessante Feststellungen machen.

Die Blattwanzen, Netzflügler, Skorpionsfliegen, Köcherfliegen, Ohrwürmer und manche Käfer, Fliegen und Hautflügler sind mehr oder minder unregelmäßige Blütenbesucher. Manche von ihnen haben eine geringere, manche eine größere Neigung, Blüten aufzusuchen. Ihre Nahrung besteht nur zum Teil aus Blütenteilen oder Blütenprodukten, beim Besuch der Blüten richten sie nicht selten große Zerstörungen an. Ihre Bewegungen beim Blumenbesuch sind nicht regelmäßig und zielbewußt; man hat nicht den Eindruck, als suchten sie in den Blumen etwas Besonderes. An ihrer Körperform, ihrem Haarkleid und im Bau ihrer Mundteile zeigen sie keinerlei Anpassungen an die Blumen. Das gilt also z. B. für viele der Käfer, die wir auf Blumen finden, für die Blattwespen, einen Teil der Goldwespen (Chrysididen) und die geselligen echten Wespen (Vespiden), die Schlupfwespen und Ameisen unter den Hymenopteren, für die Bremsen und Raubfliegen, ferner für Stratiomyiden, Empiden, Musciden u. a. unter den Dipteren usw.

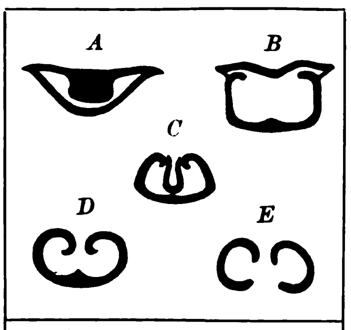


Abb. 52. *A—E* Aufeinanderfolgende Durchschnitte durch die Zunge der Nectarinie Cinnyris sp. in der Reihenfolge von der Zungenbasis zur Spitze. Nach Gadow.

Eine zweite Gruppe bilden sehr regelmäßige Blütenbesucher, sie sind für ihre Ernährung auf die Blüten angewiesen, aus denen sie vor allem Pollen und Nektar holen, während



Abb. 53. Insektenversammlung auf einer Bärenklaudolde.
Links von oben nach unten: Tachina fera L., Tachina grossa L., Leptura rubra L. In der Mitte über der Dolde Chrysis sp. Auf der Dolde Vespa vulgaris L. Rechts von oben nach unten: Helophilus floreus L., Volucella pellucens L., Syrphus ribesii L., Grophosoma lineatum L., Pachyta quadrimaculata L. Orig. nach der Natur. Nat. Größe.

sie die übrigen Blütenteile meist unbeschädigt lassen. Die Tiere dieser Gruppe und nicht selten auch ihre Larven sind von den Blütenprodukten vollkommen abhängig. Zu ihnen gehört ein Teil der echten Blumenbienen (Apiden), und zwar die kurzrüßligen Formen,

ferner die langrüßligen Formen unter den Goldwespen und Grabwespen, die solitären Vespiden, unter den Dipteren diejenigen Formen, welche man als eigentliche Blumenfliegen bezeichnen kann, vor allem die Syrphiden oder Schwebfliegen, die Bombyliden oder Hummelfliegen und die Conopiden, schließlich die große Mehrzahl der Schmetterlinge. Alle diese Tiere zeigen schon in ihren Lebensgewohnheiten engere Beziehungen zu den Blumen. Die Art, wie sie sich an den Blumen benehmen, ist viel gewandter, ihre sicheren Bewegungen sparen Zeit und Kraft beim Aufsuchen von Pollen und Honig. Untersuchen wir ihren Körper genauer, so finden wir in seiner Form, in der Ausbildung und Anordnung der Behaarung und im Bau der Mundgliedmaßen ziemlich weitgehende Anpassungen an den Blumenbesuch.

Diese werden an Vollkommenheit, aber auch an Einseitigkeit von den Formen der dritten Gruppe noch weit überboten. Zu ihr gehören nämlich die langrüsseligen Bienen (Apiden) und die Schwärmer (Sphingiden) unter den Schmetterlingen. Sie sind ebenso und vielleicht noch mehr wie die Formen der vorigen Gruppe von den Blüten abhängig, von deren Nektar und Pollen die Bienen sich und ihre Larven ernähren, während die Schwärmer nur den ersteren saugen. Mit einer wahrhaft automatischen Präzision suchen sie mit größter Zeitersparnis die Blüten ab; denn vielfach sind es nur ganz bestimmte Blüten, die ihnen allein Nahrung gewähren und an die sie ganz einseitig angepaßt sind. Diese Blüten nützen sie in vollkommenster Weise aus und leisten ihnen dabei mit einer ebenso großen Sicherheit den Dienst der Befruchtungsvermittlung. Doch sind unter ihnen die Bienen die häufigsten und ausdauernsten Blumenbesucher, da diese in ihren Sammelapparaten auch für ihre Nachkommenschaft Beute mitschleppen müssen, während die Schmetterlinge nur für sich selber zu sorgen haben.

Wir haben also in etwas grober Weise in Gruppen zusammengefaßt drei Stufen der Anpassung der Insekten an den Blütenbesuch, wobei auch der Nutzen, den die Pflanzen von ihren Besuchern empfangen, mit den Stufen steigt. Die Blumen, die von den Insekten der ersten Anpassungsstufe besucht werden, erfahren von ihnen eine gelegentliche Befruchtungsvermittlung, die aber nicht sicher ist und nicht auf einer festen Verbindung zwischen der Pflanzenart und gewissen Insektenarten beruht. Auf den höheren Stufen finden wir eine immer innigere Verbindung einer Tierart mit einer Pflanzenart, so daß die eine von der andern ganz abhängig wird; wie das Insekt nur einen Typus von Blumen besucht, so schließt die Blume durch besondere Vorrichtungen Besucher, welche diesem Insekt nicht sehr ähnlich sind, aus. Damit wird erreicht, daß mit großer Sicherheit durch das richtige Transportmittel der richtige Pollen auf die richtige Narbe übertragen wird.

Diese engen Beziehungen, welche offenkundig auf gegenseitigem Nutzen beruhen, den sich Tier und Pflanze gewähren, haben nun auch gegenseitige Anpassungen zur Voraussetzung oder im Sinn der Deszendenztheorie gesprochen: bei der Entstehung der betreffenden Arten zur Folge gehabt. Es wird für uns nützlich sein, wenn wir uns jetzt zunächst einmal mit den sehr interessanten Einzelheiten dieser Anpassungen vertraut machen.

Durch genaues Studium der Blüten und ihrer die Bestäubungsvermittlung sichernden Einrichtungen sind die Botaniker zu einer Einteilung der Blumen in Vogelblumen, Fliegenblumen, Immenblumen, Falterblumen usw. gelangt. Der Bau der Blüte verrät, an welches Tier als Bestäubungsvermittler sie angepaßt sind. So kann man aus dem Studium der Blume im botanischen Garten oder im Herbarium voraussagen, von welcherlei Tieren sie in ihrer Heimat besucht wird. Viele derartige, zum Teil sehr kühn erscheinende Voraussagen Hermann Müllers, Delpinos u. a. haben sich in glänzendster Weise bestätigt.

Wir wollen in nachfolgendem uns kurz die wichtigsten Typen der Blumen ansehen und gleichzeitig die Anpassungen besprechen, welche die zu ihrer Befruchtung tätigen Tiere mit ihnen verketten.

Da ist zunächst hervorzuheben, daß es Blumen gibt, die auf Tierbesuch angewiesen sind, ihren Besuchern aber keinen Honig darbieten. Wir haben ja schon davon gesprochen, daß manche Pflanzen dicke, fleischige, mit süßem Saft erfüllte Blumenblätter oder sonstige Blütenteile besitzen, die sie ihren Besuchern als willkommene Nahrung darbieten. Bei andern Formen kommen in der Blüte kleine Gewebsknötchen vor, welche gefressen oder deren süßer Saft ausgesaugt wird. Alle solchen Vorkommnisse sind aber seltenere Ausnahmen, welche immerhin eine nicht unwesentliche Bedeutung beim Zustandekommen des Bestäubungsvorganges besitzen. Von diesen wollen wir hier nicht weiter sprechen, sondern von einem Blütentypus, der sehr verbreitet ist und als Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen dienen kann, wie er auch vielleicht bei der Entwicklung des Zusammenhanges zwischen Tieren und Blütenbefruchtung eine gewisse Rolle gespielt hat. Es sind dies die Pollenblumen, meist große offene Blumen, mit grellfarbigen Blumenblättern und stark gefärbten auffallenden dichten Massen von Staubfäden. Ich nenne als allbekannte Beispiele den roten Mohn, die Heckenrose, die Wiesenrauten (Thalictrum aquilegifolium L.), deren schöne Blüten fast nur aus den lila oder gelblich gefärbten Staubfäden bestehen, ferner die Königskerzen (Verbascum) mit ihren wolligen, oft schön gefärbten Staubfäden. Die Pollenblumen werden besonders von Fliegen, Käfern und manchen Hymenopteren besucht.

Um sie auszunützen, brauchen die Insekten keine weitgehenden Spezialanpassungen. Der Pollen wird ihnen offen dargeboten und ist in solcher Fülle vorhanden, daß sie ihren Hunger an ihm stillen können, wobei genug übrig und an ihnen hängen bleibt, um die Befruchtung beim Besuch neuer Blüten zu vermitteln. Die Insekten müssen mit guten Sinnesorganen versehen sein, um die Pollenblumen zu finden; da sehr viele von ihnen geruchlos sind, so werden ihre Besucher durch den, Farbenunterschiede in irgendeiner Weise wahrnehmenden, Gesichtssinn geleitet. Bei anderen hilft der Geruchssinn zum mindesten mit.

Die Käfer, Fliegen und die Hymenopteren, welche diese Blüten besuchen, zeigen auch an ihren Mundwerkzeugen keine Anpassungen, welche sie gerade nur von diesen Pollenblumen abhängig machten. Wir finden vielmehr die Pollenblumen sehr viel von Insekten besucht, die auch andere Typen von Blumen lieben und mit letzteren sogar viel enger verknüpft sind. So sammelt die Honigbiene natürlich auch in Pollenblumen einen Beitrag zu ihrem Vorrat an „Bienenbrot". Auch andere Insekten verwenden auf den Pollenblumen Anpassungen, die erst im Zusammenhang mit spezielleren Verknüpfungen mit besonderen Blumentypen zur vollen Bedeutung gelangen und daher erst nachher besprochen werden sollen.

Daß übrigens die Pollenblumen nicht selten zu ihren Besuchern in ein recht enges Verhältnis treten, beweist die Tatsache, daß die Staubfäden bei manchen Arten in verschiedenen Typen differenziert sind, von denen der eine nur der Befruchtung dienende Pollenkörner liefert, während andere Anklammerungsorgane für die besuchenden Insekten oder Anlockungsmittel darstellen, indem sie lebhafter gefärbt sind und als Futter für die erwünschten Besucher geopfert werden (Beköstigungsantheren).

Eine zweite Gruppe von Blumen sind diejenigen, welche Honig an leicht und allgemein zugänglichen Stellen produzieren. Ein gutes Beispiel für sie bieten uns die Doldenpflanzen, die Umbelliferen, dar. Ihre Blütenstände mit den zahlreichen Blüten, die meist weiß, gelblich, grüngelb, blaßrosa usw. gefärbt sind, werden durch die Zusammendrängung der in

einer Ebene angeordneten, nacheinander von außen nach innen erblühenden Blümchen recht auffällig. Auch hauchen sie vielfach einen kräftigen Duft aus.

Wir erwähnten vorhin schon, welche Versammlung von Insekten sich auf einer sommerlichen Wiese auf einer solchen Dolde einfinden kann. Fassen wir aber z. B. auf der Abb. 53 die besuchenden Tiere ins Auge, so fällt es uns auf, daß es sich meist um Insekten handelt, welche an den Blütenbesuch nicht in extremer Weise angepaßt sind. Es sind gut sehende und meist mit gutem Geruchssinn ausgestattete Fliegen, Käfer, Wanzen, Wespen, einige Schmetterlinge, kurzrüsselige Bienen. Diese Tiere finden den Honig, ohne eines langen kompliziert gebauten Rüssels zu bedürfen, sie vermitteln die Befruchtung, ohne genötigt zu sein, mit vorsichtigen Bewegungen in die Blume einzudringen; es genügt, wenn sie über den Blütenstand hinüberbummeln, und die Befruchtung wird sicher vermittelt, denn die Blüten sind in allem, besonders in der Regelung der Aufblühzeit der männlichen und weiblichen Blütenteile, auf solche Besucher aufs vollkommenste eingerichtet.

Die Zahl der brauchbaren Besucher wird schon mehr eingeschränkt bei den Blumen mit halbverstecktem Honig; bei solchen Blüten sind die Nectarien von außen nur von einem oder dem andern Punkt aus zu sehen, denn sie sind, wenn auch nicht in die Tiefe der Blume versenkt, doch durch Schuppen, Haare usw. teilweise verdeckt. Hierher gehören die Weidenkätzchen, die Blüten unserer Obstbäume, vor allem des Birn- und Apfelbaumes, die meisten Kreuzblütler wie Kohl, Senf usw., ferner die Berberitze u. a. Sie alle sind weiß oder gelb gefärbt, aber nicht schmutzig grüngelb, wie wir es bei der vorigen Gruppe oft trafen; rosa und dunkelrot kommen selten vor. Den Blütenblättern fehlen Saftmale; sie sind regelmäßig gebaut.

Die weißen Blüten dieser Gruppe werden vor allem von Fliegen, die gelben von solchen und kurzrüsseligen Bienen befruchtet. Vielfach haben die Blumen einen deutlichen, für uns aber nicht angenehmen Geruch. Die Tiere müssen, um den einigermaßen verborgenen Nektar zu finden, gute Sinnesorgane haben; ihr Rüssel — eine Saugvorrichtung ist jedenfalls nötig — braucht nicht sehr lang zu sein. Die Tiere müssen aber über spezialisiertere Instinkte verfügen, um den Honig zu finden; eine ganze Menge von kurzrüsseligen Insekten sind hier von der Ausnutzung der Blüte schon ausgeschlossen, obwohl ihr Rüssel sie dazu befähigen würde, da Sinnesorgane oder Instinkte sie nicht zur Auffindung des verborgenen Honigs befähigen.

Je vollkommener der Honig in der Blüte geborgen ist, um so spezialisiertere und geschicktere Tiere sind als Bestäuber erforderlich. Bei den Blumen mit „vollständig geborgenem Nektar" sind die Honigbehälter in die Tiefe des Blumenkörpers versenkt. Die Blumenkronen nehmen damit eine glockenförmige, röhrige oder sonstwie kompliziertere Form an. Im großen und ganzen handelt es sich noch um ziemlich regelmäßig gebaute Blüten, nicht wenige sind nach der Seite gerichtet. Die Farben der Blumenkronen sind vor allem Blau und Rot, während weiße und gelbe, die wir bisher am häufigsten trafen, selten werden. In diese Gruppe gehören Pflanzen wie das Vergißmeinnicht, das Immergrün, die Leinarten, der Weiderich, Storchschnabel, Weidenröschen usw. Hochentwickelte Blumenfliegen, Bienenarten, Falter sind die Besucher dieser Blumen. Sie alle verfügen über sehr guten Geruchs- und Gesichtssinn, sind geschickt im Untersuchen der Blüten, brauchen komplizierte Einrichtungen zum Saugen des Honigs und haben demgemäß alle einen Saugrüssel, dessen Ausbildungsweise und Länge aber eine mittlere Kategorie nicht übersteigen. Die rote und blaue Farbe lockt Schmetterlinge und Bienen, auch schon Hummeln an, doch fehlen, vielleicht mehr durch den Duft vieler Arten angezogen, auch Käfer und Fliegen nicht.


A. Leiopus nebulosus L.


B. Clytus arietis L.


C. Strangalia attenuata L.

Abb. 54. Steigende Anpassung an den Blütenbesuch bei einheimischen Bockkäfern. Orig. nach der Natur. Vergr. 3 mal.

Auffallende Flecken auf den Blumenblättern mancher Blüten (sog. Saftmale) sind gleichsam als Wegweiser zum verborgenen Honig zu betrachten. Sie kontrastieren in der Farbe stark von der Hauptfläche des Blumenblatts und setzen zu ihrer Wahrnehmung ein hochentwickeltes Auge voraus. Tatsächlich finden wir auch bei den hier in Betracht kommenden Arten von Insekten Augen mit all den anatomischen Merkmalen, welche uns ein sehr leistungsfähiges Auge verraten. Über die Fähigkeit der Farbenunterscheidung fehlen allerdings entscheidende Experimente.

So konnten wir bisher eine stetig und allmählich sich steigernde Vervollkommnung in der gegenseitigen Anpassung von Blumen und Insekten konstatieren. Immer mehr Insekten sahen wir von den Blumen der einzelnen Arten ausgeschlossen, immer größer wurde die Zahl, immer schwieriger die Art der Bedingungen, die zu erfüllen waren, damit an einer bestimmten Blume ein Insekt als Bewerber um den Honig zugelassen wurde. Und die Einrichtungen der Blumen waren immer ausgesprochener den Geruchs- und Gesichtsleistungen der anzulockenden Insekten entsprechend. Das wird noch deutlicher, wenn wir den extrem angepaßten Blumentypen unsere Aufmerksamkeit schenken.

Wir haben im ersten Band dieses Werkes die verschiedenen Typen der Mundwerkzeuge von Insekten kennen gelernt. Wir sahen dort, daß bei ganz verschiedenen Gruppen der Insekten Saugrüssel vorkommen, und daß sie ganz verschiedenen Zwecken dienen können. Bei Bienen und Schmetterlingen lernten wir typische Honigsaugrüssel, bei den Fliegen damals nur Stechrüssel kennen. Jetzt wollen wir uns mit einigen Besonderheiten in den Anpassungen der drei genannten blütenbesuchenden Insektengruppen befassen und dabei neben anderen Teilen der Organisation vor allem ihre Mundwerkzeuge ins Auge fassen. Und zwar sollen es gerade diese drei Insektengruppen sein, weil an sie sich ganze Gruppen von Blumen in extremster Weise angepaßt haben. Die extremen Anpassungen beruhen fast ausnahmslos auf Einrichtungen, die das Honigauffinden für Tiere, die nicht ebenso extrem an die Blumen angepaßt sind, ausschließen.

Wir verstehen es daher ganz gut, daß die niederen Insekten immer mehr ausgeschlossen werden; weder körperlich noch geistig genügen sie den schwierigen Anforderungen. Vor allem werden aber alle jene Formen ausgeschlossen (und die Blumen vielfach direkt gegen sie geschützt), welche nur Pollen in den Blumen suchen. Jene extrem angepaßten Insekten sind Honigsauger, die niederen Formen haben meist beißende Mundwerkzeuge, die dem Kopf dicht ansitzen und nicht tief in Blüten hineingesteckt werden können. Daher gibt es auch z. B. keine

oder kaum einige an Käfer angepaßte Blumen. Die Käfer mit ihren dicken harten Kiefern fressen Pollen und vielfach andere Blütenteile. Sie sind sehr oft den Blumen schädlich. Trotzdem sind viele Käfer, wie wir sahen, an der Pollenübertragung bei den wenig spezialisierten Blumentypen beteiligt, ohne besondere morphologische Anpassungen aufzuweisen. So dienen die kleinen Blütenkäfer aus der Gattung Meligethes den Blumen, in die sie hineinkriechen. Neben ihnen gibt es aber Formen, die an die Blumen, so weitgehend angepaßt sind, daß sie sogar manche ausbeuten können, die vielen niederen Insekten verschlossen sind. Daher können wir bei den Käfern nebeneinander alle möglichen Stufen der allmählichen Anpassungen an den Blütenbesuch studieren. Das ist z. B. sehr schön bei den Bockkäfern (Cerambyciden) zu sehen, die bei uns fast alle zu den Blütenbesuchern gehören. Hermann Müller hat eine schöne Reihe von sich vervollkommnender Anpassung für die Bockkäferfamilie der Lepturiden (vgl. auch Abb. 53) zusammengestellt. In der Reihe, welche in Abb. 54 zur Darstellung gelangt, sehen wir den Kopf nach vorn sich verlängern und hinter den Augen sich halsförmig einschnüren, der Mund kann mehr und mehr nach vorn geschoben werden, der Halsschild wird schmäler und an den Unterkieferladen, die sich in die Länge strecken, entwickeln sich längere, dichtere Büschel von Haaren, die dem Auflecken des Honigs dienen.

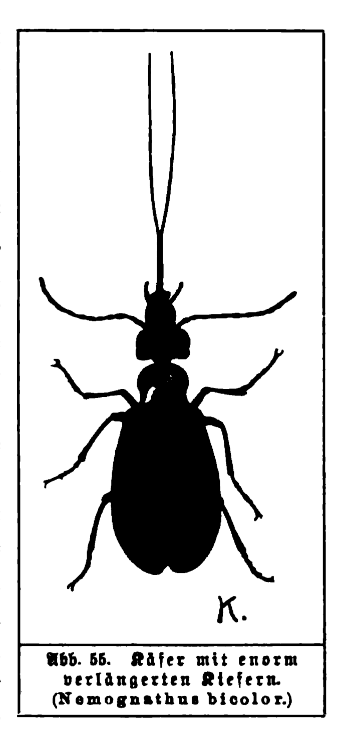


Abb. 55. Käfer mit enorm verlängerten Kiefern. (Nemognathus bicolor.)

Leiopus nebulosus L. besucht niemals Blüten; sein Kopf ist nach unten gerichtet und sitzt dem Prothorax breit an, dieser (der Halsschild) ist breit und trägt dornige Fortsätze, die ein Eindringen in enge Blumenkronenröhren ganz unmöglich machen würden. Die Unterkiefer sind mit kurzen Haarbürsten bedeckt. (Abb. 54A). Clytus arietis L., der schöne schwarzgelb gefärbte Bock, den man auf Rosen und Umbelliferen gelegentlich trifft, hat einen mehr nach vorn gerichteten Kopf, ein verschmälertes und verlängertes Halsschild und an der äußeren Unterkieferlade lange Haare (Abb. 54B).

Die Vervollkommnung steigt rapid bei den ausschließlich Blüten besuchenden Leptura livida F. und Strangalia attenuata L. (Abb. 54C). Erstere besucht Umbelliferen, Rosaceen, Compositen, Winden usw. Letztere kann aus dem Grund der 4—6 mm tiefen Blumenkronenröhren von Knautia arvensis den Honig lecken. Wie charakteristisch ist bei diesen Formen die Form und Einschnürung von Kopf und Halsschild, die lange Behaarung der Unterkieferladen.

Unter den tropischen Käfern ist die Gattung Nemognathus mit mehr als 30 Arten an den Blumenbesuch, und zwar an das Honigsaugen in extremer Weise angepaßt, so daß sie sogar an Blüten, die auf den Besuch von Schmetterlingen eingerichtet sind, saugen können. Fritz Müller sah in Südbrasilien eine Art mit ihren einem Schmetterlingsrüssel gleichenden, zu zwei spitzen, von Rinnen durchzogenen Borsten umgebildeten Kieferladen an einer Winde saugen (vgl. Abb. 55). Ähnliche morphologische Anpassungen zeigen auch andere tropische Käferformen.

Sehr viel enger sind überall auf der Welt die Beziehungen zwischen den Fliegen und den Blumen. Aber nicht alle Gruppen der Dipteren sind gleichmäßig von Bedeutung für das Bestäubungsgeschäft, es sind fast nur Brachyceren, eigentliche Fliegen, während die Nematoceren, die Mücken, also jene meist schlankeren Formen, zu denen die Schnaken gehören,

nur wenige Vertreter zum Blumenbesuch entsenden. Auch unter den Brachyceren sind nur einige Familien in höherem Maße an Blumen angepaßt: die Syrphiden, Conopiden, Bombyliden und Empiden, während die vielen anderen blumenbesuchenden Fliegen in primitiverer Weise die Vorräte der Blumen ausnützen. Untersuchen wir die Beziehungen dieser primitiveren Formen zu den Blumen genauer, so finden wir, daß sie vielfach mehr von den Blumen ausgenützt werden, als daß sie diese ausnützen.

Diese weniger angepaßten Fliegen suchen vor allem gelbe und weiße Blumen mit offenem oder wenig verborgenem Honig auf; allerdings ohne große Stetigkeit und Geschicklichkeit, ohne auch vielfach ausschließlich auf Blumen angewiesen zu sein; immerhin weisen sie gewisse Anpassungen besonders am Rüssel auf, welche die Ausnützung der Blumen begünstigen.

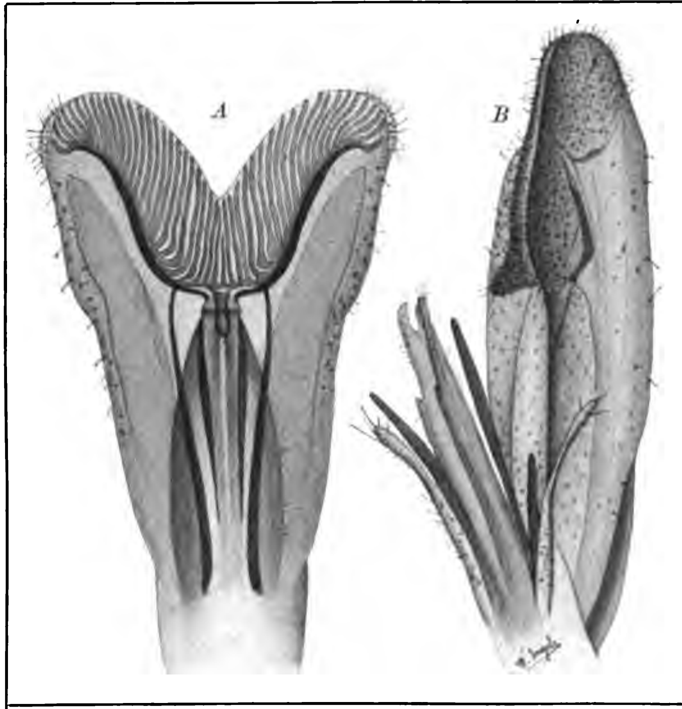


Abb. 56. Rüssel von Eristalis tenax L. *A* von oben, *B* halb von der Seite. Vergr. 20 mal. Orig. nach Präparat.

Es gibt aber auch Blumenbesucher unter den Fliegen, welche gar keine besonderen Anpassungen an die Blüten besitzen; sie leben auch gar nicht regelmäßig von Blütenprodukten, sondern viel mehr von anderen Dingen. Und trotzdem finden wir sie mit großer Regelmäßigkeit an und in den Blüten, zu welchen sie auf merkwürdige Weise angelockt wurden. Sehr viele Fliegen, besonders Musciden, leben von fauligen Stoffen. So findet man oft die gelb behaarten Scatophagaarten auf Exkrementen; die Dexinen, Sarcophaginen werden infolge ihrer Lebensweise, besonders der Ernährung ihrer Larven, als Fleischfliegen bezeichnet, andere Formen sind Aasfliegen, (Pyrellia u. a.) oder leben von fauligen pflanzlichen Stoffen. Die Geruchsorgane dieser Formen sind sehr fein ausgebildet und erlauben ihnen, faulige Stoffe auf weite Entfernungen zu wittern. Und so haben sich denn Blumen entwickelt, welche die besondere Geschmacksrichtung dieser Tiere ausnützen, einen fauligen, für uns widerlichen Geruch aushauchen, und welche oft sogar in ihren trüben, stumpfen Färbungen an zerfallende organische Körper erinnern. Die Blüten sind nun vielfach so ausgebildet, daß sie die Fliegen in großen Mengen einfangen, und sie aus den die Geschlechtsorgane umgebenden „Kesselfallen" erst dann entlassen, wenn die Befruchtung vollzogen ist. So hat man in der durch das große Hüllblatt gebildeten Kesselfalle unseres Aronsstabs (Arum maculatum L.) bis zu 4000 kleiner zur Gattung Psychoda (P. phalaenoides) gehörigen Fliegen gleichzeitig gefunden. Nicht immer finden übrigens die Befruchter in den Blumen einen Lohn für ihre Leistung, denn manche derselben sind „Täuschblumen", welche dem geringen Unterscheidungsvermögen der Fliegen Beute vortäuschen, wo kein Honig und kaum Pollen zu holen ist.

Höhere Qualitäten besitzen allerdings die eigentlichen Blumenfliegen; alle ihre besonderen Eigentümlichkeiten sind aber bei den Formen, die nicht ausschließliche Blumenbesucher sind, vorbereitet. So sehen wir bei Musciden, Stratiomyiden usw. mit zunehmendem Blumenbesuch die Vorliebe für rote, violette und blaue Blütenfarben sich steigern, die bei den echten Blumenfliegen, den Syrphiden, Bombyliiden, Conopiden und Empiden so ausgesprochen wird. Auch bildet sich bei manchen dieser Formen (Musciden und Stratiomyiden) der Rüssel zu einem zum Pollenfressen besonders geeigneten Organ um. Bei den Syrphiden tritt er uns in der für diesen Zweck vollkommensten Ausbildung entgegen. Wir wollen uns daher seine Bildungsweise bei diesen unseren schönen und auffälligen Schwebfliegen etwas genauer ansehen. Innerhalb der Familie finden wir sehr verschiedene Stufen der Anpassung: bei Syrphus balteatus d. G. mißt der Rüssel nur 2 mm, bei Helophilus trivittatus Fabr. 6—7 mm, bei Eristalis tenax L. 7—8 mm, bei Vollucella bombylans L. 8 mm, bei Rhingia rostrata L. 11—12 mm. Der Rüssel kann unter dem Kopf eingeklappt werden; ist er ausgestreckt, so erkennt man an seinem Ende einen eigentümlichen Apparat. Es sind dies klappenförmige Lippenwülste, welche zusammengelegt und entfaltet werden können und welche das Vorderende der rinnenförmigen Unterlippe bilden (vgl. Abb. 56). Die Lippenwülste sind in ähnlicher Ausbildung auch bei Musciden und Stratiomyiden vorhanden, welche die Blumen nur zum Pollenfressen besuchen. Wenn man z. B. eine Eristalis beim Pollenfressen beobachtet, so kann man feststellen, daß sie ein Klümpchen Blütenstaub zwischen die mit parallelen Chitinleisten ausgestatteten Lippenwülste nimmt und durch deren Aneinanderreiben zermahlt, d. h. es werden die miteinander verklebten Pollenkörner voneinander getrennt und in die Rinne der Unterlippe nach hinten geschoben. In der Rinne wird die Reihe von Pollenkörnern von stabförmigen, mit je einer Rinne versehenen Chitinstücken (Oberlippe und verwachsene Oberkiefer) erfaßt und nach hinten dem Munde zugeführt, wo sie dann durch Pumpwirkung angesaugt wird. Der eigentümliche Reibapparat an der Rüsselspitze ist allen pollenfressenden Dipteren gemeinsam, er fehlt den nur Honig saugenden Formen.

Aber unsere Syrphiden können mit ihrem Rüssel auch Honig saugen, und zwar tun sie das mit derselben Röhre, mit der sie auch den Pollen einschlürfen. Damit nun die Röhre in den Honig eintauchen kann, pressen sie die Lippenwülste an die Unterlage an, oder sie ziehen einen Teil des Rüssels ein. Die Formen mit langen Rüsseln können ziemlich tiefliegenden Honig erreichen, vor allem bei uns Rhingia rostrata, die vielfach Bienen- und Falterblumen besucht.

Ebenso lange und längere Rüssel besitzen die Hummelfliegen oder Bombyliden, welche ihren Saugapparat stets vorgestreckt tragen und vor allem im Schwirren saugen. Sie finden wie die höchst entwickelten Schwebfliegen sehr versteckt liegenden Honig. Sie besuchen rasch eine Blume nach der andern und ähneln in ihrem Benehmen wie in ihrem Aussehen manchen Bienen. Nebenbei sei bemerkt, daß die spitzen Borsten, zu denen Oberlippe und Kiefer umgebildet sind, die Bombyliusarten befähigen, saftiges Blütengewebe anzustechen und auszusaugen.

So sehen wir also bei den Dipteren eine hohe Stufe der Anpassung an Blumenbesuch erreicht: Rüsselform und -länge befähigen die Tiere, ähnlich sich zu ernähren wie die Bienen, die Behaarung von Fühlern, Augen und Untergesicht erleichtern das Vertragen des Pollens. Die Farbenempfindlichkeit, welche die höherstehenden Formen zu den roten, blauen und violetten Blumen mit verborgenem Honig lockt, und ihre Geschicklichkeit, alles das zeigt sie als hochangepaßte Blütenbesucher. Immerhin nehmen sie in jeder Beziehung eine Mittelstellung zwischen niedrig und hochangepaßten Formen ein, und wir müssen hervorheben, daß



Abb. 57. Der Ligusterschwärmer Sphinx ligustri L. an einer Geisblattblüte saugend. Orig. nach der Natur.

sie „nicht eine einzige sie zur Blütenausbeutung befähigende Eigenschaft besitzen, in der sie nicht von Bienen und Faltern übertroffen würden". (H. Müller.)

Bei den Schmetterlingen haben wir insofern eine besonders angepaßte Insektengruppe vor uns, als bei ihnen die überwiegende Mehrzahl der Formen sich ausschließlich von Blumenhonig ernährt. Die Falter überlassen ihre Nachkommenschaft den Mächten der Natur und sorgen nicht für sie durch Pflege und Fütterung. Wie die Larven sich von allen möglichen Substanzen, vor allem Pflanzenteilen, ernähren, haben wir ja in früheren Abschnitten ausführlich erörtert. Wenn nach der Puppenruhe aus der Hülle ein Falter hervorkriecht, so stellt er gewissermaßen ein schönes Transportmittel der Fortpflanzungsapparate dar; sein Körper braucht nicht zu wachsen und sich zu verändern, er hat keine Gewebe und Geschlechtszellen neu zu bilden. Meist ist ihm ein kurzes Dasein zugemessen, nach vollzogener Begattung oder Eiablage stirbt er bald ab. So braucht er für seinen Betriebsstoffwechsel sozusagen nur Heizung der Maschine: dazu genügt ihm das Kohlehydratgemenge des Honigs, er braucht keinen Pollen und keine anderweitige Nahrung, wie sonst fast alle Blütenbesucher. Was sein Körper bei der Metamorphose von anderen Substanzen brauchte, wurde in der langen Vorbereitungszeit, während der Larvenentwickelung, in ihm aufgespeichert.

Da die meisten Schmetterlinge nur mehr Honig aufnehmen, ist es schwer, bei ihnen frühe Stufen der Anpassung an diese flüssige Nahrung nachzuweisen: alle Arten haben einen mehr oder minder vollkommen ausgebildeten Rüssel, während die am Insektenmund bedeutsamsten Kauapparate, die Mandibeln, sehr rückgebildet sind. Immerhin gibt es einige niedere Lepidopterenformen, die kräftig ausgebildete Mandibeln besitzen, die sie noch zu besonderen Zwecken benützen. So finden wir im Frühling nicht selten in den Blüten der Sumpfdotterblume (Caltha palustris L.) kleine Schmetterlinge mit metallglänzenden Flügeln, die sich da im Blütenstaub herumtummeln und ihre wohlausgebildeten Mandibeln zum Zerkauen desselben benützen. Es sind dies Angehörige der Gattung Micropteryx, die sich zum Teil von Pollen ernähren.

Die Mehrzahl unserer Falter saugt aber den Honig mit dem zarten Rüssel, der spiralig unter dem Kopf eingerollt getragen wird und dessen eigenartige Doppelröhre in der Hauptsache aus den Laden der Mittelkiefer besteht (vgl. Band I S. 290). Mit diesem Rüssel saugen die Schmetterlinge den Nektar, der oft tief in den Blüten verborgen ist, wobei sie ihren Saugapparat mit großer Geschicklichkeit durch gebogene Röhren, an Hindernissen vorbei in die Tiefe versenken müssen. Manche Formen vermögen sogar mit den scharfen Spitzen der den Rüssel bildenden Kieferladen saftreiches Gewebe von Blüten, selbst von Früchten anzustechen und auf diese Weise zu saugen.

Die Beziehungen der Falter zu den Blumen hängen, außer von der Tauglichkeit ihrer Sinnesorgane und von ihrer Geschicklichkeit in der Handhabung ihrer Fähigkeiten, von der Länge ihrer Rüssel ab. Dieselbe ist bei den einzelnen Gruppen von Schmetterlingen sehr verschieden. Wir finden Rüssellängen:

Bei den Spinnern (Bombyciden)	1—4 mm
„ „ Spannern (Geometriden) . . .	4—12 „
„ „ Eulen (Noctuiden)	7—19 „
„ „ Tagfaltern (Rhopaloceren) . . .	5—28 „
„ „ Schwärmern (Sphingiden)	
„ einheimisch	3—80 „
„ exotisch	bis 250 „ .

Wir sehen aus dieser Tabelle, daß die Tagschmetterlinge und vor allem die Schwärmer die höchst angepaßten Saugapparate besitzen und den tiefstliegenden Honig zu erbeuten vermögen. Auch die Eulen sind in vielen Gegenden von großer Bedeutung, speziell bei uns spielen sie im Tiefland eine Rolle, welche derjenigen der Tagschmetterlinge nahekommt. Vor allem sind da die Tageulen zu nennen, unter denen z. B. die Gammaeule (Plusia gamma Z.) sehr auffällt, die ebenso rastlos wie ein Tagschmetterling von Blüte zu Blüte flattert. Sie kann ziemlich tiefen Honig erreichen, da ihr Rüssel 15—16 mm lang ist.

Unter unseren Tagfaltern sind (nach Hermann Müller) folgende Rüsselmaße zu bemerken:

Lycaena semiargus . . .	7—8 mm	Parnassias apollo . . .	12—13 mm
Argynnis pales	9—10 „	Anthocharis cardamines .	12 „
Vanessa atalanta	13—14 „	Pieris brassicae	16 „
„ cardui	13—15 „	„ napi	10—12 „
„ urticae	14—15 „	„ rapae	13—18 „
„ io	17 „	Rhodocera rhamni . . .	16—17 „
Papilio machaon . . .	18—20 „	Coenonympha pamphilus .	7 „
Epinephele janira . . .	10 mm.		

Unter den Sphingiden finden wir neben Formen mit relativ kleinen Rüsseln die enormsten Rüsseldimensionen, die sich überhaupt bei Insekten haben nachweisen lassen. Auch für diese geben wir eine Tabelle:

Smerinthus tiliae	3 mm
Macroglossa stellatarum	25—28 „
Sphinx ligustri	37—42 „
„ (Protoparce) convolvuli . . .	65—80 „
exotische Sphingiden	140—160 „
Macrosilia cluentius Cr.	250 „

Wir erwähnten vorhin, daß bei uns im Tiefland die Tagschmetterlinge eine relativ geringe Bedeutung als Bestäubungsvermittler besitzen. In den Alpen ist ihr Anteil schon ein viel größerer, und auch in den Tropen spielen sie eine nicht unwesentliche Rolle. So finden wir denn in aller Welt eine große Anzahl von Blumen so speziell an den Falterbesuch angepaßt, daß wir „Falterblumen" als einen ganz besonders gut charakterisierten Typus unterscheiden müssen.

Abb. 58. Rüssellänge von Rhyncholaba acteus Cr.

Mit der Dünnheit des Schmetterlingsrüssels hängt es zusammen, daß bei solchen Falterblumen ein enger, röhrenförmiger Zugang den einzigen Weg zu dem tief verborgenen Honig darstellt. Da keine anderen Tiere über so lange Saugapparate verfügen, wie die in dieser Beziehung höchst entwickelten Schmetterlinge, so sind die an solche extrem angepaßten Blüten für gar keine anderen Blütenbesucher zugänglich.

Im übrigen können wir entsprechend den biologischen Besonderheiten der einzelnen Schmetterlingsarten zwei Hauptgruppen von Falterblumen unterscheiden, nämlich

1. Tagfalterblumen
2. Nachtfalterblumen.

Die Tagfalterblumen sind ausgezeichnet durch lebhafte Farben, vor allem rote Färbung ist bei ihnen häufig. Vielfach führen deutliche Saftmale zu den Quellen des Nektars. Würzige und kräftige Gerüche sind für Tagfalterblumen charakteristisch. Behaarte Teile an Kopf und Vorderbrust der Falter begünstigen die Übertragung des Pollens. Der Tagschmetterling, der eine Blume besucht, setzt sich auf dieselbe nieder, um Honig zu saugen. Demgemäß finden wir bei Tagfalterblumen vielfach geeignete Anflugplätze vorbereitet. Auch stehen die Tagfalterblumen mehr oder minder aufrecht und wenden dem von oben anfliegenden Insekt ihre Farbenpracht zu und bieten ihm Gelegenheit sich niederzulassen.

Die Nachtfalterblumen sind meist weiß, gelblich, blaßviolett usw. gefärbt; sie entbehren der brennenden Farben, die im Dämmerlicht nicht sichtbar wären, ebenso der Saftmale. Ihre Färbung ist geeignet, die spärlichen Lichtstrahlen nach Möglichkeit zu reflektieren. Ihr Duft ist meist süß, stark und durchdringend, so daß er auf weite Entfernungen wahrgenommen werden kann. Der Geruch wird vor allem in den Abend- und Nachtstunden ausgehaucht und ist am Tag vielfach kaum wahrnehmbar. Bei den Nachtfaltern finden wir auch ganz besonders hochentwickelte Geruchsorgane. Viele Nachtfalterblumen, besonders die Blüten von Büschen und Bäumen, kehren ihre hängenden Kronen nach unten, denn die Falter schwingen sich von unten zu ihnen heran. Die Besucher der höchst angepaßten Nachtfalterblumen sind

Dauerflieger, die Schwärmer, welche mit vorgestrecktem Rüssel zu den Blüten heranfliegen und dieselben umfliegen, ohne einen Ruheplatz auf ihnen zu suchen. Da also die Besucher im Fliegen saugen, fehlen den Nachtfalterblumen Anflugplätze.

Während die Tagfalter die Blumen meist in lässiger Weise umgaukeln, zeigen viele der Nachtfalter eine Ausdauer und Emsigkeit im Blumenbesuch, welche sie den Bienen und Hummeln vergleichbar macht. Die am Tag fliegenden Angehörigen von Nachtfalterfamilien, so die Gammaeule (Plusia gamma L.) oder der kleine Schwärmer Macroglossa stellatarum L., das Taubenschwänzchen, fallen unter den Tagschmetterlingen durch ihre Rastlosigkeit stark auf.

Hermann Müller hat beobachtet, daß ein Taubenschwänzchen in den Alpen in wenigen Minuten mehrere Hundert Blüten von Primula integrifolia, ein anderes mehrere Hundert Blüten von Gentiana bavarica, G. verna und Viola calcarata, zwei weitere in 4 bzw. 6¾ Minuten 106 bzw. 194 Blüten von Viola calcarata besuchten.

Diese Stetigkeit im Besuch der gleichen Blütenart sowie die Emsigkeit zeichnen auch die nächtlichen Schwärmer aus; so kommt es, daß die Schwärmer für die von ihnen besuchten Blumen von der allergrößten Bedeutung sind, und wir dürfen uns nicht wundern, daß Schwärmer und Blumen in der weitestgehenden Weise aneinander angepaßt sind.

Wir haben oben eine Tabelle der Rüssellängen bei Schwärmern gegeben; genau den dort angegebenen Maßen entsprechen die Längen der Blumenkronenröhren bei den an sie angepaßten Blüten. Den enormen Rüsseln tropischer Schwärmer entsprechen die langen Sporne von Orchideen und anderer exotischer Blumen. Wo eine Blume mit ganz besonders tief geborgenem Nektar entdeckt wird, da kann man sicher sein, daß zu ihr ein Schwärmer von entsprechender Rüssellänge gehört. Wie zu unserer Zaunwinde mit ihren nachts duftenden weißen Blütentrichtern der Windenschwärmer gehört (Sphinx (= Protoparce) convolvuli L.), von dessen Verbreitungsgebiet die Verbreitung der Winde abhängt, so zu jenen tropischen Blumenwundern Schmetterlinge, die zum Teil noch unbekannt sind. Als in Madagaskar die Orchidee Angraecum sesquipedale mit ihrem 29 cm langen, nektarbergenden Sporn entdeckt wurde, da kannte man noch keinen Schmetterling von annähernd gleicher Rüssellänge. Seither sind solche entdeckt worden, so Macrosilia cluentius mit seinem 25 cm langen Rüssel, und gerade bei den Beziehungen zwischen langröhrigen Blüten und Schwärmern haben sich manche Voraussagen wagen lassen, die glänzend eingetroffen sind.

Wenden wir uns schließlich den blumenbesuchenden Hymenopteren zu, so müssen wir zunächst feststellen, daß wir es mit der wichtigsten befruchtungsvermittelnden Insektengruppe zu tun haben; schon der Zahl nach, denn die Hälfte aller Blumeninsekten gehören zu ihnen. Nicht weniger wichtig sind sie aber durch die Art und Weise, in der sie den Blumenbesuch durchführen. Die Promptheit, Schnelligkeit und scheinbare Zielbewußtheit, mit der eine der höheren Bienen Blume auf Blume bei ihrem Sammelflug erledigt, wird von keinem Blumeninsekt übertroffen. Studieren wir die blumenbesuchenden Bienen genauer, so tritt uns deutlich die Tatsache entgegen, daß sie in zahllosen Einzelheiten und in den großen Hauptsachen des Lebens vollkommen von den Blumen abhängig sind; ihr Körperbau, das Funktionieren der Organe, die Lebensgewohnheiten, alles an ihnen zeigt die engsten Beziehungen zu den Blumen.

Natürlich gilt dies nicht gleichmäßig für das ganze Heer von Hymenopteren, das man mit größerer oder geringerer Regelmäßigkeit auf den Blumen antrifft. Auch hier finden wir alle Abstufungen der gegenseitigen Abhängigkeit; die einen gleichen den niederen Insekten darin, daß sie nur gelegentliche Besucher der Blumen sind, wohl sie auch plündern und schädigen, ohne Gegendienste zu leisten; von ihnen angefangen gibt es eine Unmenge von

Übergängen bis zu Formen, die vollkommen an die Blüten gebunden sind und das Abzeichen davon in Anpassungen ihres Körperbaues, weithin sichtbar mit sich herumtragen.

Auf weite Entfernung schon können wir eine Blumenbiene von einer Raubbiene, bzw. einer Wespe, oder von einer Gallwespe, Blattwespe, Holzwespe, ja oft sogar von einer der mit den Bienen nächstverwandten Grabwespen oder Schmarotzerbienen (vgl. Abb. 59) unterscheiden. Alle diese anderen Hymenopterengruppen sind durch einen glatten, oft glänzenden Chitinpanzer ausgezeichnet. Die Härchen, die bei ihnen als Sinneshaare natürlich auch vorhanden sind, bleiben klein, sind an Zahl relativ spärlich, bilden kleine Büschel und Fluren. Eine echte Blumenbiene ist aber mit einem richtigen Pelz bedeckt; eine Hummel bietet uns etwa ein geeignetes Beispiel dar. Natürlich sind nicht alle Formen so pelzig wie sie, aber alle haben irgendwo am Körper ihr Pelzchen, das eine verschieden große Ausdehnung besitzen kann.

Die Behaarung der Blumenbienen steht in enger Beziehung zu den besonderen Aufgaben, welche diese Tiere beim Blumenbesuch zu erfüllen haben. Zwar kleinere oder größere Pelzchen haben wir bei vielen der früheren Blumenbesucher schon kennen gelernt; bei Käfern, Fliegen, Schmetterlingen. Bei ihnen allen kamen sie wohl den Blumen zugute, da in ihnen leicht der Pollen hängen bleibt und dann mit Sicherheit auf andere Blumen übertragen wird. Die Insekten selber hatten aber davon weiter keinen besonderen Vorteil. Hier aber bei den Bienen liegt die Sache anders. Die Bienen wollen ja von den Blumen viel mehr als alle die anderen bisher betrachteten Insektengruppen. Sie suchen ja nicht nur für sich selbst Nahrung in den Blüten, sondern sie wollen hier für ihre große Nachkommenschar Vorräte einsammeln. Sie holen aus den Blumen Honig und Pollen heraus und den letzteren in vielfach sehr erheblichen Mengen. Beides transportieren sie zum Nest zurück, und zwar den Honig im Innern des Körpers und den Blütenstaub außen an ihm. Zu letzterem Zweck dient das Haarkleid.

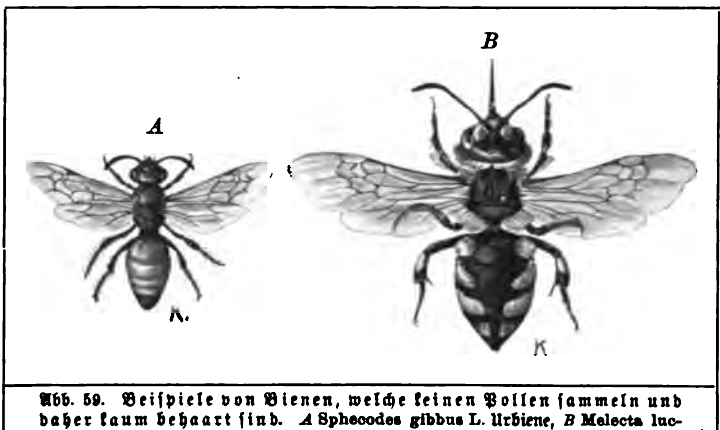


Abb. 59. Beispiele von Bienen, welche keinen Pollen sammeln und daher kaum behaart sind. *A* Sphecodes gibbus L. Urbiene, *B* Melecta luctuosa Scop. Schmarotzerbiene. Vergr. 4 mal. Orig. nach der Natur.

Bei den verschiedenen Bienenformen finden wir nun alle möglichen Ausbildungsstufen der Behaarung, aus der stufenweise ein regelrechter Sammelapparat für Pollen sich ableiten läßt. Es ist sehr interessant, daß Hand in Hand mit der Einrichtung zum Pollensammeln sich auch der Apparat zum Honigsaugen entwickelt; die Ausbildung beider Systeme ist nicht immer auf der gleichen Höhe, aber im allgemeinen können wir sagen, daß bei den niederen Blumenbienen eine niedere, bei den höheren Blumenbienen eine vollkommene Ausbildung der Anpassungen zum Pollensammeln und Honigsaugen sich vereinigt findet. Ebenso ist in der gleichen Stufenfolge die Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane, die Geschicklichkeit im Untersuchen der Blüten, die Blumenstetigkeit und damit der spezialisierte Nutzen für die Pollenübertragung gesteigert.

Die kurzrüsseligen Bienen, die nur wenig tiefliegenden Honig erreichen können, sind auch diejenigen, welche mit primitiven Sammelvorrichtungen ausgestattet sind. Als niederste

Bienen werden die Arten der Gattung Prosopis und ihre Verwandten bezeichnet. Sie haben einen fast kahlen Körper, und auch an den Beinen sind sie nur durch eine spärliche Behaarung der Fersen und des Schienenendes ausgezeichnet. Die Hinterbeine dienen bei vielen Hymenopteren als Putzapparate; so benützen auch die Prosopis vor allem die Fersen der Hinterbeine, die mit ihrer Behaarung wie eine Bürste wirken, als Vorrichtung, um Staub und Pollen von Körper und Beinen abzubürsten. Den Pollen fressen sie direkt aus den Blumen, wohl auch nachdem sie ihn von ihrem Körper gesammelt haben. Dabei dienen ihnen ihre kräftigen Mandibeln, welche vorn am Kopf sitzen und vorgestreckt werden können, ohne daß die übrigen Mundteile ausgeklappt werden. Letztere bilden einen kurzen, primitiven Rüssel mit breiter löffelförmiger Zunge, welcher nur in kurzröhrigen Blüten zum Honig gelangen kann. Diese Anpassungen des Mundapparates gehen nicht über das hinaus, was wir auch bei Grabwespen finden, die zwar für sich selbst Blumennahrung benötigen, ihre Larven in den Bruthöhlen jedoch mit eingefangenen Insekten versorgen. Die Prosopis dagegen speien aus ihrem Vormagen ein Gemisch von Blütenstaub und Honig in die Bruthöhlen, deren Wand sie durch eine Schleimlage abgedichtet haben; der Schleim ist ein Drüsenprodukt, welches mit der breiten Zunge aufgetragen wird. Das ausgespiene Gemisch bildet die Nahrung der sich entwickelnden Larven. Über die Art des Baues findet sich Näheres im Kapitel über Brutpflege.



Abb. 60. Hinterbein von Prosopis variegata mit sehr geringer Behaarung. Vergr. 13 mal. Orig. nach der Natur.

Die Gattung Sphecodes (Abb. 59 A) ist noch sehr wenig am Körper behaart, etwas mehr Haare sind an den Beinen, besonders an deren Außenseite vorhanden. An der Innenseite des Fersengliedes beginnt die Behaarung sich zur regelrechten Bürste zu entwickeln. Sphecodes sollte denn auch nach der Annahme von Hermann Müller den Pollen aus seiner Behaarung wieder herausbürsten und ihn als Larvenfutter verwenden. Nach neueren Forschungen ist allerdings die Frage noch nicht geklärt, ob Sphecodes wirklich ihre Larven mit selbst gesammelten Blumenprodukten ernährt, oder ob sie nicht eine Form ist, die als Schmarotzerbiene zu bezeichnen ist. Zum mindesten ist sie verdächtig, im Begriff zu sein von der ehrlichen Aufzucht ihrer Brut mit selbstgesammelten Blütenprodukten abzugehen und sie in die Nester von Halictus-Arten einzuschmuggeln. Für die Honiggewinnung ist Sphecodes bereits viel besser ausgerüstet als Prosopis; ihre Zunge ist länger und zugespitzt, kann also etwas tiefer in Blüten hineinreichen. Die Verwendungsart und Anordnung der Mundwerkzeuge ist sonst die gleiche wie bei Grabwespen und Prosopis. Im Gegensatz zu letzterer ist die Zunge zum Auskleiden und Glätten der Bruträume weniger geeignet.

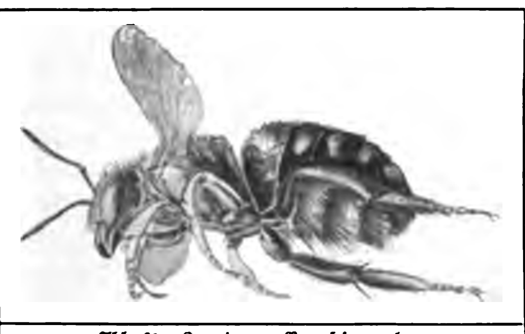


Abb. 61. Osmia sp. Bauchsammler.

Die nächst höheren Bienen beginnen nun eine Differenzierung der Sammelapparate zu zeigen, unter denen zwei Haupttypen sich ausbilden. Die allgemeine Körperbehaarung verliert an Bedeutung für das Pollensammeln, und es bilden sich an bestimmten Körperregionen Büschel oder Polster von Haaren aus, die ausschließlich in den Dienst des Sammelns treten.

Den ersten Typus repräsentieren die sog. Bauchsammler; es sind dies Bienen aus den Gattungen Anthidum, Chalicodoma, Megachile, Osmia usw., überhaupt die ganze Unterfamilie der Megachilinen mit über 1200 beschriebenen Arten, deren Bauchseite mit einem ganzen Wald von schräg nach hinten gerichteten Haaren bedeckt ist. Letztere sind glatte, ungefiederte Borsten. Beim Besuch der Blume wird der Pollen ganz von selber aufgebürstet, oder die Biene macht Drehungen oder sonstige zweckdienliche Bewegungen mit ihrem Körper. Diese Bienen besuchen Compositen, Papilionaceen usw. Wie man sich beim Öffnen ihrer Nester überzeugen kann, sind sie imstande, große Mengen Pollen zu sammeln, und solcher bildet die Hauptnahrung ihrer Brut. Aus der Bauchbürste schaben diese Bienen den trockenen Pollen mit den Haaren des Fersenglieds der Hinterbeine heraus. Die Bienen, welche nur trockene Pollen sammeln, so Osmia bicornis und O. cornuta, haben am Rücken und Abdomen zahlreiche gefiederte Haare; andere Arten jedoch, wie Megachile bombycina, Anthidium florentinum, Osmia adunca und O. bidentata haben nur unverzweigte Borsten; sie sammeln in ihrer Bauchbürste eine Paste, gemischt aus Nektar und Pollen (nach Popovici-Baznozanu).

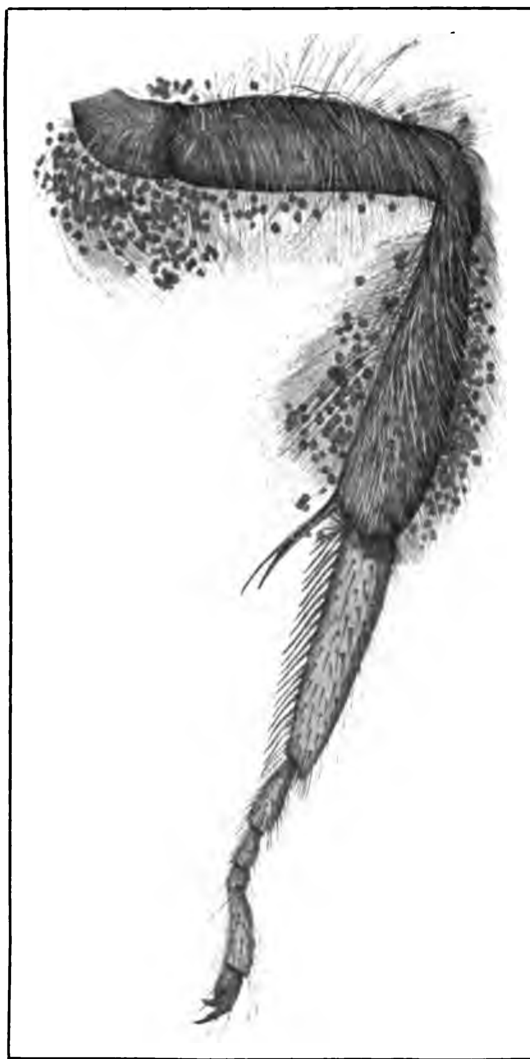


Abb. 62. Hinterbein von Andrena hatterfiana F. In den Fiederhaaren hängen zahlreiche Pollenkörner. Vergr. 13 mal. Orig. nach der Natur.

Während wir bei dieser Gruppe zwar Verschiedenheiten in der Ausdehnung des Haarkleids über die Bauchseite und in der Länge, Dichte und Farbe der Haare feststellen können, finden sich keine Verschiedenheiten, welche auf eine Vervollkommnung des Sammelapparates hinweisen. Das ist bei der anderen Gruppe, den Beinsammlern, ganz anders. Die Hinterbeine, das längste Beinpaar der Bienen, kann so vom Körper abgespreizt werden, daß es beim Fliegen selbst im beladenen Zustand kein wesentliches Hindernis bereitet. Um nun möglichst Arbeit und Kraft zu sparen und dennoch eine möglichst hohe Sammelleistung zu erzielen, sind besondere Anpassungen notwendig. Auf zwei Wegen streben diese Einrichtungen zur Vervollkommnung. Der eine besteht in der Entwickelung eines dichten, langen, das ganze Bein und selbst angrenzende Teile des Körpes bedeckenden Haarkleids. Das ist z. B. bei der Gattung Dasypoda (D. plumipes Pz.) der Fall, welche an ihren Hinterbeinen Pollenpakete zusammenbringen kann, die die Hälfte ihres eigenen Körpergewichtes besitzen. Dieser Pollen ist trocken, d. h. er haftet nur infolge seiner eigenen Klebrigkeit leicht an den gefiederten Haaren, aus denen er herausgebürstet

und im Nest erst mit Honig durchfeuchtet zu einer Nahrungskugel für die Larven zusammengeballt wird. Ähnliche starke Behaarung der ganzen Beine findet sich auch bei den Arten der Gattungen Andrena und Halictus, bei denen übrigens die Differenzierung des Honigsaugapparates kaum über die Stufe von Sphecodes gelangt. Solche Formen mit starker Behaarung der ganzen Schenkel bezeichnet man als Schenkelsammler. Die Tiere bewegen sich relativ schwerfällig, auch werden sie beim Fliegen leicht von ihrer Pollenausbeute verlieren.

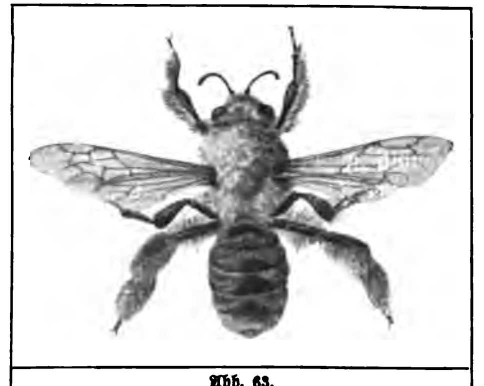


Abb. 63.
Dasypoda plumipes (Panz.) Hosenbiene.
Vergr. 2½ mal. Orig. nach der Natur.

Die Vervollkommnungen erstrecken sich bei den spezialisierteren Arten daher teils auf die Erleichterung der Bewegungen, teils auf die Fähigkeit, möglichst viel Pollen mit möglichster Sicherheit und geringstem Kraftaufwand heimzubringen. Der Sammelapparat wird mehr und mehr auf die distalen Teile der Beine verlegt, d. h. die oberen Glieder der Beine werden haararm, und dafür bekommen die Haare der unteren Beinglieder eine besondere Ausbildung und Anordnung. Auch konzentriert sich die Behaarung auf die Außenseite der Beine. Da die Sammelhaare vorwiegend an Schienen und Fersen sich finden, so spricht man von Schienensammlern; die die Sammelhaare tragenden Glieder der Beine verbreitern sich. Bei Panurgus sind sie noch kaum verändert, bei Andrena und Halictus sind die Fersenglieder verbreitert und das Bürstchen in seiner Wirkung

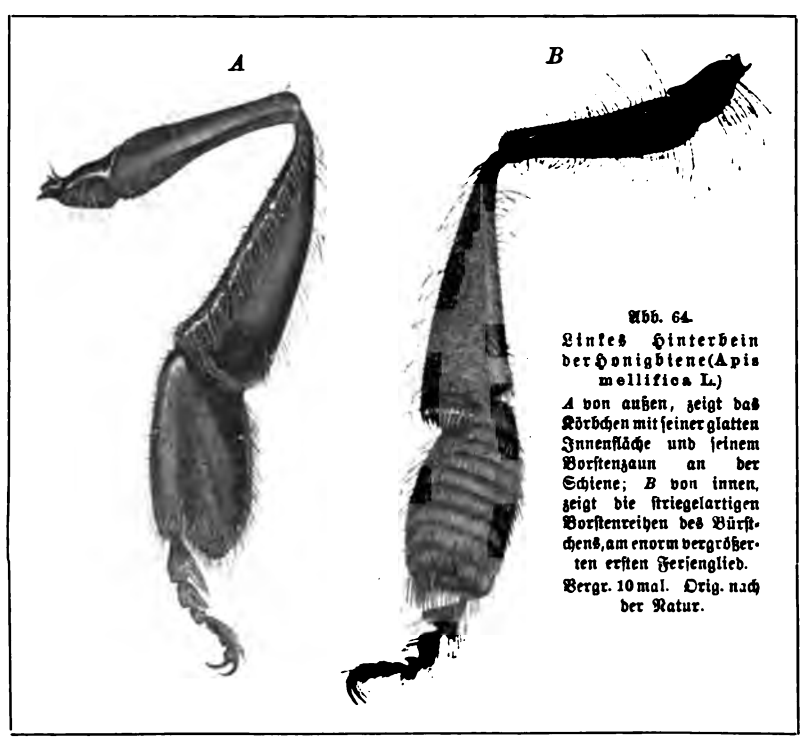


Abb. 64.
Linkes Hinterbein der Honigbiene (Apis mellifica L.)
A von außen, zeigt das Körbchen mit seiner glatten Innenfläche und seinem Borstenzaun an der Schiene; B von innen, zeigt die striegelartigen Borstenreihen des Bürstchens, am enorm vergrößerten ersten Ferienglied.
Vergr. 10 mal. Orig. nach der Natur.

daher ausgiebiger, bei Macropis, Eucera und Anthophora sind aber Ferse und Schiene schon merkbar verbreitert. Bei manchen Formen, so den schönen großen Xylocopa-Arten, ist fast nur das Fersenglied verbreitert, dessen Außenseite darum auch die Hauptlast des gesammelten Pollens zu beherbergen hat. Zwischen Eucera und Anthophora einerseits, Macropis andererseits findet sich aber in der Art des Pollensammelns ein wesentlicher Unterschied. Eucera und Anthophora sammeln wie die bereits erörterten Gattungen den Pollen trocken

und bürsten ihn mit dem Haarbesatz der Innenseite des Fersenglieds aus den Fiederhaaren der Schiene heraus. Macropis dagegen befeuchtet den Pollen vor dem Sammeln mit ausgespienem Honig und bäckt auf diese Weise einen dicken Klumpen zusammen, der außer den Schienen auch die Fersen umhüllt, so daß bei der Reinigung die Fersenbürste nicht zur Anwendung gelangen kann.

Über diesen Punkt hinaus schreitet die Vervollkommnung bei den höchsten, den sozialen Blumenbienen, bei Bombus, den Hummeln, und Apis, der Honigbiene. Bei ihnen ist der Sammelapparat auf die Außenseite der Schiene beschränkt. Er besteht da nicht aus einem wirren Wald von Haaren, sondern die Haare sind an Zahl weniger geworden, haben aber eine besondere Anordnung bekommen. Es ist nämlich der zentrale Teil der Außenseite der Schiene haarlos und glatt, wie poliert. Diese freie Stelle ist von einem Zaun von Haaren umgeben, welcher bei Bombus aus vielen relativ ungeordneten Reihen von teilweise gefiederten Haaren besteht. Bei Apis dagegen bilden ihn wenige sehr regelmäßige Reihen einfacher, glatter, starrer Haare, die teils aufrechtstehen, teils nach innen gebogen sind. Das sind also die „Körbchen" der Bienen und Hummeln; in diese füllen sie den zusammengekratzten, mit Honig befeuchteten Blütenstaub hinein, der oft einen zusammengebackenen Klumpen bildet, der weit über den Zaun des Körbchens hinausreicht. Wenn eine Biene mit vollgeladenen Körbchen zum Stock heimkehrt, so sagt der Imker, sie hat „Höschen" an. Diese Höschen bestehen bei der großen Blumenstetigkeit der Biene meist aus dem Pollen einer einzigen Pflanzenart. Die Höschen können 3,5 mm lang, 2 mm breit sein; Hindenberg hat berechnet, daß sie 125000 Pollenkörner von Centaurea scabiosa enthalten, und zwar jedes der beiden Höschenbeine.



Abb. 65. Langrüsselige Blumenbiene Euglossa dimidiata F. Vergr. $^5/_3$ mal. Orig. nach der Natur.

Dieser zusammengebackene Pollenkuchen ist natürlich in dem Körbchen leicht und sicher zu transportieren, schnell hinein- und schnell abgeladen. Im Stock wird das Höschen von der heimkehrenden Biene mit den Beinen des mittleren Paares rasch abgestreift und den „Hausbienen" zur Verarbeitung übergeben. Die Methode bedeutet also für die emsigen Tiere eine bedeutende Zeit- und Arbeitsersparnis. Bei diesen höchsten Blumenbienen hat sich aber auch der Bürstenapparat an der Innenseite des ersten Fußgliedes zu hoher Spezialisation entwickelt. Solche Bürstchen finden sich ja bei allen Blumenbienen auf der Innenseite des Fersenglieds aller 6 Beine. Bei der Honigbiene sind sie nur auf den Hinterfersen in Vollkommenheit ausgebildet, am 1. und 2. Beinpaar sind sie viel primitiver. Es finden sich an

der Hinterferse nämlich 9 parallele Reihen starrer nach hinten gerichteter halbaufrechter Borsten; in der längsten Reihe stehen 24 Borsten nebeneinander. (Abb. 64.) Die Borsten haben untereinander einen Abstand von 0,04 mm, und das entspricht ungefähr dem Durchmesser der Pollenkörner, welche die von Bienen hauptsächlich besuchten Blumen produzieren. Das ganze Gebilde mit seinen starren drahtartigen Haaren sieht fast wie ein Pferdestriegel aus.

Es sei übrigens hier hervorgehoben, daß eine Körbchenbildung sich auch bei der großen solitären Tropenbiene Euglossa (Abb. 65) findet, der einzigen Solitären also, welche über dies Transportmittel verfügt. Man betrachtet sie daher wohl auch als eine Übergangsform zu den Sozialen. Sie braucht ihr Körbchen nicht zum Pollentransport, sondern um Baumharz einzuheimsen, welches sie zum Nest- und Zellenbau verwendet.

Auch in der Ausbildung des Honigsaugapparates finden wir bei den Beinsammlern eine aufsteigende Reihe. Wir haben oben den primitiven Saugrüssel von Prosopis und Sphecodes besprochen. Bei ihnen war die Zunge noch sehr kurz, und zwar kürzer als das Kinn, in welches sie zurückgezogen werden kann, sie zeigte kaum Spuren von Querstreifung, und die Haare waren auf der Oberfläche der Zunge unregelmäßig verteilt. Bei den höheren Bienen finden wir nun die auffälligsten Veränderungen der Zunge, und zwar finden wir Fortschritte sowohl bei den Bauchsammlern als auch bei den Beinsammlern. Es wird interessant sein, zunächst an der Hand einer Tabelle (nach Knuth) einen Blick auf die Rüssellänge der einzelnen Bienengattungen und -arten zu werfen. Die Längen sind als absolute Längen, also in mm angegeben, da diese ja für die Erreichung des verborgenen Nektars in den einzelnen Blumentypen maßgebend sind.

I. Rüssellängen bei verschiedenen Bienengattungen.

Bei den Arten von:	Prosopis	1—1,25 mm	Rüssellänge
„ „ „ „	Halictus	1,5—6 „	„
„ „ „ „	Andrena	2—7 „	„
„ „ „ „	Sphecodes . . .	3 „	„
„ „ „ „	Apis mellifica . .	6 „	„
„ „	Megachilinen (Europas) . . .	5—10 „	„
„ „	Eucera longicornis	10—12 „	„
„ „	Anthophora retusa L. . . .	15—17 „	„
„ „	„ acervorum L. .	19—21 „	„ .

II. Rüssellängen bei verschiedenen Arten der Gattung Bombus (Hummel).

	☿	♀
Bombus terrestris	8—9 mm	9—11 mm
„ hypnorum	8—10 „	11—12 „
„ lapidarius	10—12 „	12—14 „
„ agrorum	12—13 „	14—16 „
„ hortorum	14—16 „	19—21 „ .

Bei den Hummelmännchen ist der Rüssel im Durchschnitt 1—2 mm kürzer als bei den Arbeiterinnen der gleichen Art.

Wir sehen eine allmähliche Steigerung der Rüssellänge, welche aber durchaus nicht parallel mit der Ausbildung der Anpassungen zum Pollensammeln geht. Während z. B. Apis die vollkommensten Pollensammeleinrichtungen besitzt, wird sie an Rüssellänge von Eucera, Anthophora, Bombus, den tropischen Euglossa-Arten usw. übertroffen. Wir werden später sehen, daß die Ausbildungshöhe des Sammelapparates Beziehungen zur Art der Brutpflege

und Staatenbildung besitzt. Als Blütenbesucher spielen die langrüsseligen Formen eine ganz besondere Rolle.

Ehe wir dieselbe aber erörtern, müssen wir noch einige Bemerkungen über Bau und Funktion des Rüssels der höheren Bienen vorausschicken. Im ersten Band ist eine generelle Schilderung des Rüssels der Honigbiene gegeben, wir müssen hier etwas mehr ins einzelne gehen. Dort ist S. 289 gezeigt, wie sich die einzelnen Teile der saugenden bzw. leckenden Mundwerkzeuge der Bienen auf die beißenden Mundwerkzeuge niederer Insekten zurückführen lassen. Gehen wir von Prosopis und Sphecodes (Abb. 66) aus, so sehen wir den Übergang gleichsam vor unseren Augen sich vollziehen. Die weiteren Stufen finden wir bei Blumenbienen, deren Rüssel ansteigend größere Längen aufweist wie Halictus, die in vieler Beziehung Sphecodes nahesteht, während ihre Brutpflege sie als sichere Blumenbiene mit Larvenfütterung durch Blütenprodukte erkennen läßt. Hier wird die Zunge länger, spitzer, die Querstreifung deutlich, die Haarstellung regelmäßig, indem die Borsten in Wirbeln stehen, „die sich aufrichten und nach vorn andrücken lassen". Außerdem beginnt ein Apparat sich auszubilden, der es ermöglicht, bei der Benutzung die Zunge stark vorzuschieben, in der Ruhe aber dies empfindliche Organ in geschützte Lage zurückzuziehen. Dies Vorschieborgan besteht aus häutigen Streifen, die durch Chitinspangen gestützt sind, und schiebt sich zwischen Kinn und Basis des Rüssels ein. Es ist dies eine Weiterbildung einer Einrichtung, welche schon bei Prosopis und den Grabwespen vorhanden ist. Deren primitiver Rüssel kann nämlich in eine Vertiefung des Kinns zurückgezogen werden, so daß er wohlgeschützt ist und den starken Mandibeln das Feld zu ihrer wichtigen und häufigen Tätigkeit vollkommen frei läßt. Bei Halictus

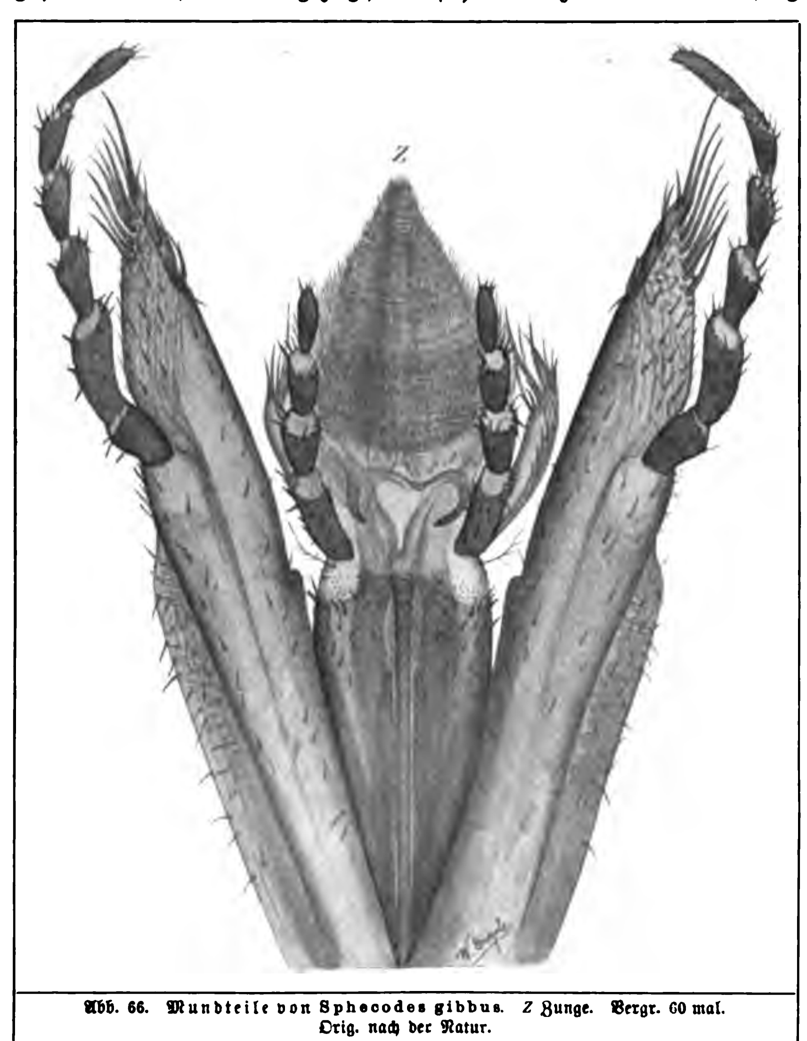


Abb. 66. Mundteile von Sphecodes gibbus. *Z* Zunge. Vergr. 60 mal. Orig. nach der Natur.

und ebenso bei Andrena nun ist die gleiche Fähigkeit erhalten, aber mit dem erwähnten Vorschiebapparat kombiniert.

Bei den höheren Blumenbienen verlängert sich die Zunge immer mehr, und bei dieser Verlängerung leisten ihr verschiedene Bestandteile der Mundwerkzeuge Gesellschaft, während andere verkümmern. Vor allem sind es die Kieferladen, welche eine ähnliche Länge wie sie behalten und einen Behälter um sie herumbilden, welcher ihre Zartheit schützt, sowohl wenn sie zurückgeklappt der unteren Kopfseite anliegt, als auch wenn sie vorgestreckt wird, um in Blumen einzudringen. Ebenso machen die als Tastorgane wichtigen Lippentaster die Verlängerung mit. Bei Formen, deren Zunge eine gewisse Länge übertrifft, bleiben die Kiefertaster zurück und verkümmern. Kieferladen und Lippentaster jedoch umschließen bei den höheren Formen, indem sie sich zusammenschließen, die Zunge wie ein Rohr, welches beim Honigsammeln als Saugrohr zu wirken hat.

So entsteht der komplizierte Saugapparat, wie er uns beispielsweise bei der Honigbiene entgegentritt. Die Abbildung 67 zeigt uns den Rüssel, der die Zunge umschließt, wenn seine Teile zusammengeklappt sind. Bei der Honigbiene kann der ganze Apparat, der ja nicht mehr als 6 mm lang ist, noch in eine Aushöhlung am Kinn zurückgeklappt werden, um den Mandibeln zu ihrer Arbeit Spielraum zu gewähren.

Wie Kieferladen und Lippentaster um die Zunge ein Rohr bilden, zeigt schön Abb. 68, in welcher die 4 Stücke auf dem Querschnitt dicht aneinanderstoßen. Der Querschnitt zeigt auch einen Einblick in den komplizierten Bau der Zunge selbst. Wie man sieht, besteht die Zunge aus einer dünnen Chitinlamelle, welche in der Mitte verdickt ist. Die Lamelle ist an den Rändern nach unten umgeschlagen, und durch diese Einrollung entstehen zwei enge Röhren, welche durch die ganze Zunge nebeneinander verlaufen. Die verdickte Stelle schließt einen Stab dichteren Chitins ein, der selbst wieder von einer feinen ventralen Rinne durchzogen wird. Die Ränder dieser feinen Rinne sind mit zarten Härchen besetzt, so daß sie geschlossen und zu einer Kapillarröhre umgewandelt wird. Die Außenseite der ganzen Zunge ist mit dicht aufeinanderfolgenden Haarwirteln besetzt. Die Spitze der Zunge endet in einer haftscheibenartigen Verbreiterung, dem Löffelchen.

Abb. 67.
Mundteile der Honigbiene von unten gesehen. Zunge und Lippentaster nicht vollständig ausgestreckt.
K Kinnwurzel, *Kt* Kiefertaster, *Kl* Kieferladen, *L* Lippentaster, *Z* Zunge, *Lf* deren Löffelchen. Vergr. 20 mal. Nach Kirchner.

Dies Löffelchen taucht die Biene in die Honigbehälter von noch nicht erprobten Blumen; dann steigt die Flüssigkeit nur in der zentralen Kapillarröhre aufwärts, ohne andere Teile der Mundwerkzeuge zu benetzen. Ebenso muß sie übrigens verfahren, wenn sie ganz besonders tiefliegenden Honig ausbeuten will.

Will die Biene Honig saugen, der nicht ganz so tief liegt, aber immerhin ein volles Ausstrecken der Zunge erfordert, so taucht sie das ganze vordere freie Ende in den Nektar; bei ganz ausgestreckter Zunge reicht ja das vordere Ende frei aus der durch Kieferladen und Lippentaster gebildeten Röhre hervor, welche das hintere Ende umschließt. Dann steigt

durch Kapillarität zunächst wiederum in dem zentralen Röhrchen, ferner in den beiden seitlichen Röhren, aber auch in den äußeren Wirtelhaaren der Honig empor. Nun kommt derjenige Teil der Tätigkeit hinzu, welche den Mundgliedmaßen der Biene die Bezeichnung als leckende Werkzeuge eingetragen hat. Es wird nämlich die in den Nektar eingetauchte Zungenspitze, wenn sie gut durchnäßt ist, in regelmäßigen Intervallen zurückgezogen; da während dieser Bewegung Kieferladen und Lippentaster ein geschlossenes Rohr bilden, kann der Honig seinen Weg mundwärts fortsetzen. Und zwar geschieht dies zunächst unter Mitwirkung der Wirtelhaare auf der Außenseite der Zunge, die sich fortschreitend aufrichten und den Honig aufwärtspressen; ferner kommt als Hauptkraft die vom Schlund ausgehende Saugwirkung hinzu. An der Basis der Zunge umgreifen sie die Nebenzungen und leiten so auch den an der Unterseite emporsteigenden Honiganteil auf die Oberseite und so in den Schlund, von wo er durch die Speiseröhre in den Honigmagen gleitet.

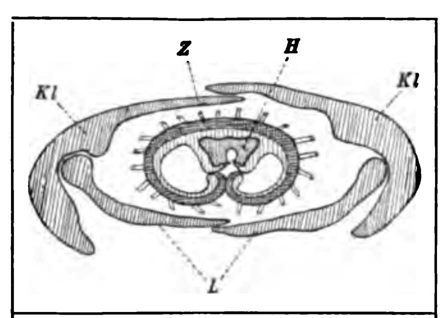


Abb. 68. Querschnitt durch die Mitte des Rüssels der Honigbiene, etwas schematisiert. *Kl* Kieferladen, *L* Lippentaster, *Z* Zunge, *H* der in der Zunge liegende Hornstab. Vergr. 100 mal. Nach Ludwig. Aus Kirchner.

Die Abb. 69 zeigt deutlich diesen Weg unter den Nebenzungen in die trichterförmige Mundhöhle und von da in den engen Schlund, letzterer hat muskulöse Wandungen, die ihn rhythmisch erweitern und zusammenziehen können, so daß er eine Saugpumpenwirkung ausüben kann, deren Kraft in der Rüsselröhre wirksam wird, wenn die sog. Mundklappe (K) eine luftdichte Verbindung von Schlund und Saugröhre herbeiführt.

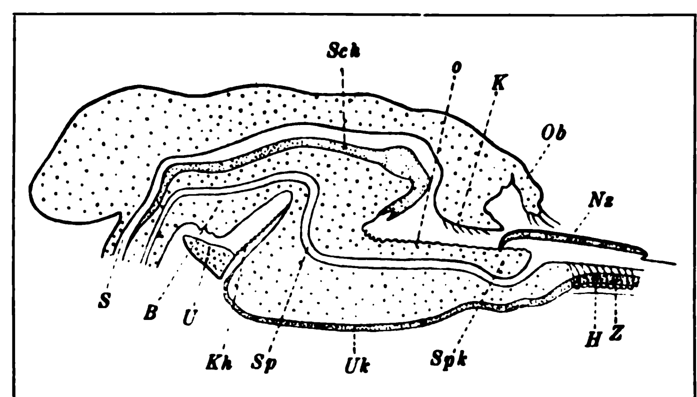


Abb. 69. Mittlerer Längsschnitt durch den Kopf der Honigbiene, etwas schematisiert.
Z Basis der Zunge, *Ns* Nebenzunge, *H* Hornstab der Zunge, *Ob* Oberlippe, *K* Mundklappe, darunter der Mund, *Sch* Schlundplatte, *o* obere Membran der Unterlippe, *S* Speiseröhre, *UK* untere Lamelle des Kinnes, *Spk* Speichelklappe, *Sp* Speichelgang, *B* hintere Basis der Schädelaushöhlung, *U* Unterkinn, *Kh* Kehlhaut. Vergr. 20 mal. Nach Breithaupt. Aus Kirchner.

Ist diese Anpassung der Mundteile an das Honigsaugen nicht noch wunderbarer als die Vorrichtungen zum Pollensammeln, und hat nicht Graber vollkommen recht, wenn er sagt, daß das wunderbarste an diesem ganzen Mechanismus nicht seine Gestaltung, sondern das sachgemäße Zusammenwirken seiner Teile ist?

Mit ihrem 6,5 mm langen Rüssel kann die Honigbiene nicht jeglichen Honig erreichen, aber sie kann, weil sie über eine mittlere Rüssellänge verfügt, eine große Menge von Blumen ausbeuten, wobei sie nach Farbe und sonstigen Einrichtungen die eigentlichen Bienenblumen bevorzugt. Auf der Blume läßt sich die Biene zum Saugen nieder; fliegt sie zu einer neuen Blüte, so behält sie die härteren Teile des Rüssels vorgestreckt, die zarte Zunge zieht sie aber in die Röhre zurück. Wenn sie allerdings Pollen in der Blüte holen will, so muß sie den ganzen Rüssel unter das Kinn zurückklappen; sie bringt dann den Mund an die Pollenvorräte der Blume ganz nahe hin, um sie mit etwas Honig zu bespeien. Eine Apis kann

also nur ein Geschäft auf einmal ausführen, während niedere Bienen, z. B. Bauchsammler, sehr wohl gleichzeitig Pollen sammeln und Honig saugen können.

In der Rüssellänge wird die Honigbiene, wie wir sahen, von einigen Hymenopterengattungen ganz wesentlich übertroffen, so von den Hummeln. Diese sind also für das Honigsaugen noch weiter spezialisiert, viele Blumen sind ihnen zugänglich, welche die Bienen nicht ausbeuten können. Diese Länge ihres Rüssels erfordert auch noch weitergehende Anpassungen zu seiner Schonung, als wir sie bei den Bienen antrafen. Es kann nämlich der ganze, übrigens stark vorschiebbare, Rüssel vollkommen umgeklappt und wie ein Taschenmesser zusammengelegt werden. So kann der mächtige Saugapparat, der manchmal die Länge des Körpers erreicht und übertrifft, wohlverwahrt in der Aushöhlung an der Unterseite des Kopfes getragen werden. Bei exotischen Bienen (Anthophora und Euglossa-Arten) ist aber der Rüssel so lang geworden, daß das Zusammenklappen nicht ausreicht, und er muß sich der ganzen Körperunterseite anlegen, manchmal bis zum Hinterende hin.

Wir sehen an diesen Darstellungen, wie berechtigt wir waren, oben S. 110 so scharf zwischen den langrüßligen und den kurzrüßligen Blumenbienen zu unterscheiden. Beide sind an ganz verschiedene Typen von Blüten angepaßt, und an beide sind verschiedene Blüten angepaßt. Die Hummeln und die anderen langrüßligen Formen können Blumen ausnützen, die außer ihnen nur Faltern zugänglich sind. Ferner können wir feststellen, daß während niedere kurzrüßlige Bienen noch gelbe und weiße Blumen bevorzugen, die höheren Formen immer exklusiver sich roten, blauen, violetten zuwenden. Diese sind es denn auch, welche durch besondere Vorrichtungen für sie reserviert werden; der Pollen und Nektar ist bei diesen hochdifferenzierten Immenblüten so versteckt, die Blütenmechanik vielfach so verwickelt, daß es hoch ausgebildeter psychischer Reaktionsfähigkeit bedarf, um das „Sesam" zu öffnen, um zu den gesuchten Blütenprodukten zu gelangen. Es handelt sich dabei oft um ein wirkliches Öffnen von verschlossenen Nektarbehältern, wie bei Nigella damascena, der bekannten Zierpflanze „Gretel im Grünen", deren Nektarkrüglein mit Deckeln verschlossen sind, die die Biene aufheben muß. Das erfordert einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit. Bei den verschiedensten Typen von Bienen ist es zu weitgehender gegenseitiger Abhängigkeit einzelner Bienengattungen ja selbst -arten und zugehöriger Pflanzen gekommen. Friese hat zahlreiche interessante Beispiele dafür gegeben, z. B. bei den Gattungen Podalirius, Eucera usw. So hat er beobachtet, daß in Ungarn die mit hochentwickelten Mundteilen versehenen Eucera-Arten sich gesetzmäßig nur auf je einer Blütenart von hoher Differenzierung fanden, und zwar in folgender Verteilung:

Eucera dalmatica	auf	Echium altissimum
„ nitidiventris	„	Borago officinalis
„ curvitarsis	„	Anchusa officinalis
„ parvicornis	„	Normea pulla.

Wie hoch entwickelt die „Intelligenz", wenn wir es so nennen wollen, bei den höheren Blumenbienen ist, beweist z. B. die Tatsache, daß sie vielfach den erschwerten, normalen Umweg zum Honig zu vermeiden verstehen, und auf dem direkten Weg durch Aufnagen der Blumenkronenröhre in illegaler Weise zum Honig gelangen. Diese Methode ist vor allem bei den relativ kurzrüßligen Hummelarten beliebt.

Gemeinsam ist übrigens unseren Immenblumen der Besitz einer Landungsstelle für die anfliegenden Hymenopteren, deren europäische Vertreter alle im Sitzen saugen. Die exotischen Formen der Gattungen Anthophora, Eucera und Euglossa saugen vielfach schwebend, so daß die an sie angepaßten Blumen der Anflugsstelle entbehren können.

Zum Schluß müssen wir noch zwei eigenartige Formen der Beziehung von Insekten zu Blüten erörtern, die zwar schon oft behandelt worden, aber von so eigenartigem Interesse sind, daß wir sie nicht übergehen dürfen. Es sind das Fälle, in denen das Prinzip auf die Spitze getrieben erscheint, welches uns schon einige Male begegnet ist, daß nämlich von der Pflanze etwas geopfert wird, um durch Befriedigung der Insekten die eigene Befruchtung zu sichern. Den einen Fall bietet uns die Befruchtung der Yucca, den andern diejenige der Feigen.

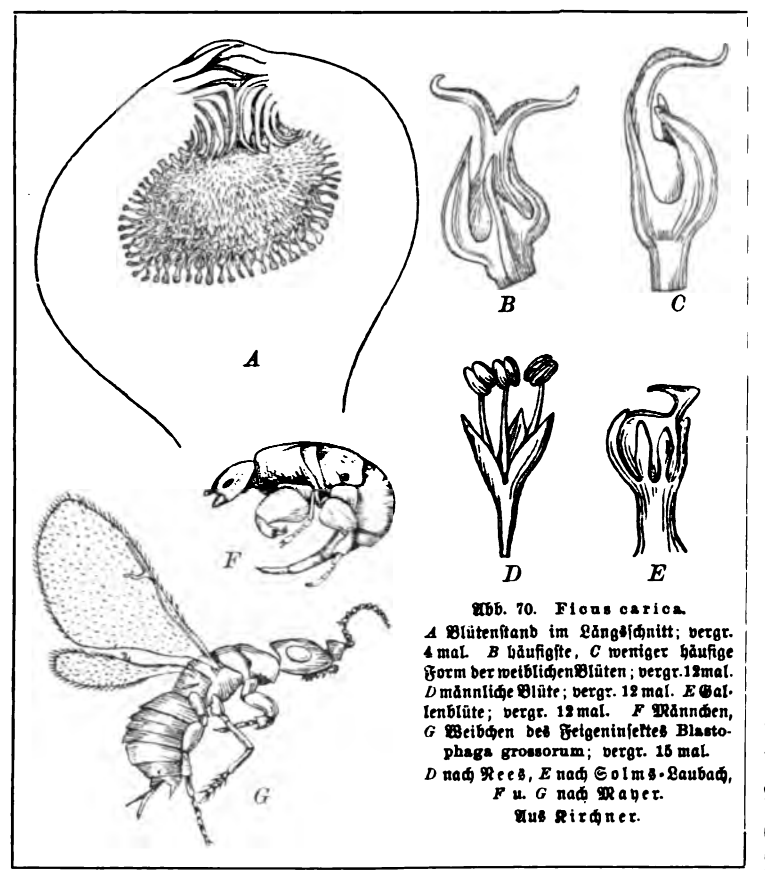


Abb. 70. Ficus carica.
A Blütenstand im Längsschnitt; vergr. 4 mal. *B* häufigste, *C* weniger häufige Form der weiblichen Blüten; vergr. 12 mal. *D* männliche Blüte; vergr. 12 mal. *E* Gallenblüte; vergr. 12 mal. *F* Männchen, *G* Weibchen des Feigeninsektes Blastophaga grossorum; vergr. 15 mal.
D nach Rees, *E* nach Solms-Laubach, *F* u. *G* nach Mayer.
Aus Kirchner.

Letzteren wollen wir zuerst betrachten. Die Feigenbäume sind in den Tropen der neuen und alten Welt verbreitete Pflanzen, zu denen viele Urwaldriesen, der heilige Feigenbaum der Inder, unser Gummibaum, die italienische Feige usw. gehören. Sie alle haben ähnliche Befruchtungsvorgänge, in denen sie von Insekten aus der Gruppe der Gallwespen abhängig sind. Am genauesten ist der Zusammenhang beim südeuropäischen Feigenbaum studiert (Ficus carica L.), dessen Blüten, richtiger Blütenstände, gewöhnlich vom Laien für junge Früchte gehalten werden. Sie sehen auch schon ganz ähnlich aus wie fertige Feigen. Schneiden wir einen solchen Blütenstand durch, so sehen wir, daß er hohl ist, eine recht dicke Wand besitzt, und daß der Hohlraum der Urne am Scheitel eine Öffnung hat, die durch einige umgeschlagene Schuppenblätter lose verschlossen ist (Abb. 70 A). Die Wand wird später zum Fruchtfleisch der Feige; jetzt ist sie der Boden des Blütenstands. Derselbe ist von zahlreichen Einzelblüten bedeckt, deren jede eingeschlechtig ist. Am gleichen Baum finden wir stets diese eingeschlechtigen Einzelblüten in jedem Blütenstand in der gleichen Verteilung Untersuchen wir aber Blütenstände von verschiedenen Bäumen, so treten uns Verschiedenheiten entgegen, die sehr wichtig und interessant sind.

Schon im Altertum unterschied man zwei Sorten von Feigenbäumen, den gewöhnlichen oder zahmen Feigenbaum und den wilden Feigenbaum, den die Römer Caprificus nannten, die Italiener Profico nennen. Nur der zahme Feigenbaum bringt genießbare Früchte, während diejenigen des Caprificus hart und trocken sind. Aber schon die Alten wußten zu berichten, daß die Eßfeigen besser werden, nicht zu früh abfallen und schön ausreifen, wenn in ihrer Nachbarschaft ein wilder Feigenbaum wächst. Solch ein Caprificus wurde daher mit Vor-

bedacht in die Anpflanzung der Feigenbäume hineingesetzt, oder man holte doch die Feigen eines solchen herbei und hing sie am zahmen Feigenbaum auf. Diese „Kaprifikation“ wird noch heutigen Tages mit gutem Erfolg in vielen Gegenden durchgeführt und ist folgendermaßen wissenschaftlich zu begründen.

Von den wilden Feigen wird etwas durch fliegende Insekten auf die zahmen Feigen transportiert, und dies Etwas ist Pollen. Die Blütenstände der wilden Feige enthalten männliche und weibliche Blüten. Die männlichen sind in einem Ring um den Ausgang der Urne angeordnet; sie sind kurzgestielt und produzieren 2—3 Staubblätter (vgl. Abb. 70). Den Grund der Urne nehmen die länger gestielten weiblichen Blüten ein, bestehend aus einem kugeligen Fruchtknoten mit einer verkümmerten Narbe und einigen kümmerlichen Hüllblättchen. Diese Blüten sind gar nicht zur Befruchtung bestimmt, sondern sie werden als Gallenblüten bezeichnet, da in ihnen regelmäßig die Larven einer kleinen Gallwespe zur Entwickelung kommt, der Blastophaga grossorum Grav., welche die Samenanlagen vollkommen zerstört. So ist also ein Blütenstand einer wilden Feige praktisch rein männlich. Umgekehrt sind die Blütenstände der zahmen Feige von vornherein, also ohne Schuld eines Parasiten, rein weiblich. Hie und da findet sich einmal eine männliche Blüte, aber normalerweise ist die ganze Innenwand nur mit weiblichen Blüten bedeckt.

Die kleine Gallwespe hat in Italien (d. h. in der Gegend von Neapel nach Graf Solms und Paul Mayer) im Jahr drei Generationen, diesen entsprechen bei wilder und zahmer Feige drei Blütenfolgen, 1. Blütenstände, die überwintern, 2. solche, die im Juni reifen, und 3. solche, die im Spätherbst reifen. Auf dem wilden Feigenbaum verlassen im Frühling (April) befruchtete Weibchen, die dort als Larven überwintert hatten, die Blütenstände und wandern in die bereits vorhandenen Blütenanlagen der Sommergeneration ebenfalls am wilden Feigenbaum ein. An den zahmen Feigenbäumen war die erste Fruchtgeneration im Februar aufgetreten, aber in verkümmertem Zustand und bald abgefallen, ohne sich zu entwickeln.

Die Weibchen der Gallwespe, welche in die Blütenstände der wilden Sommerfeigen eingewandert waren, fanden dort wohlentwickelte weibliche Blüten vor, deren Griffel gerade so kurz ist (Abb. 70E), daß ihr Legebohrer durch denselben bis in die Fruchtknotenhöhle versenkt werden kann, wo das Ei sich in eine weiße fußlose Larve umwandelt, die das ganze Innere des Fruchtknotens ausfrißt, worauf sie sich verpuppt. Im Juni schlüpfen aus den Puppen die Gallwespen aus und zwar zuerst Männchen, dann Weibchen. Die Weibchen werden im Innern der Urne von den sie erwartenden flügellosen Männchen befruchtet und suchen dann das Freie zu gewinnen. Nun sind aber die Feigen ausgesprochen proterogyn; jetzt erst sind bei ihnen die den Ausgang umstehenden männlichen Blüten aufgegangen und bestreuen die sich vorbeizwängenden Blastophagaweibchen mit Pollen. Jene laufen nun meistens, sie fliegen selten zu anderen Blütenständen und drängen sich ins Innere derselben. Um diese Zeit blühen nun die zweiten Generationen von wilder und zahmer Feige. In den wilden wiederholt sich der Vorgang, den wir gerade für die Frühjahrsgeneration beschrieben: Zerstörung der meisten Samenanlagen, hie und da ist einmal eine solche regelrecht befruchtet und ergibt normalen Samen. In den zahmen jedoch suchen die Gallwespenweibchen vergeblich ihre Eier unterzubringen. Die weiblichen Blüten haben hier alle einen so langen Griffel (Abb. 70B u. C), daß sie durch denselben hindurch — und nur so versuchen sie zu stechen — die Fruchtknotenhöhle nicht zu erreichen vermögen. Bleibt jedoch das Ei im Griffel selbst liegen, so verdorrt es alsbald mit demselben. Aber etwas anderes müssen die Gallwespen hier in den Blütenständen der zahmen Feigen leisten; sie laden hier auf den wohlentwickelten Narben den Pollen ab, den sie von der wilden Feige

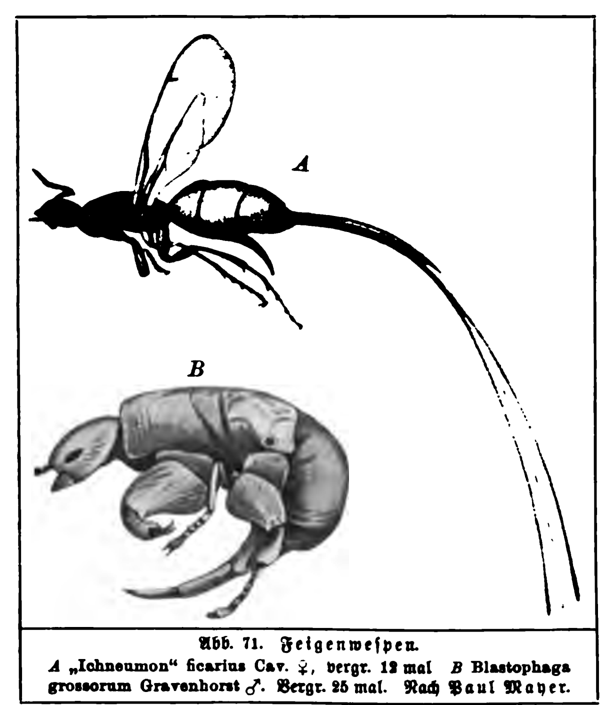


Abb. 71. Feigenwespen.
A „Ichneumon" ficarius Cav. ♀, vergr. 12 mal B Blastophaga grossorum Gravenhorst ♂. Vergr. 25 mal. Nach Paul Mayer.

mitbringen, und der die Befruchtung bewirkt. Nur wenn dies geschehen ist, entwickelt sich die schöne Frucht der echten Smyrnafeige.

Bei der Eßfeige legt sich nun noch eine dritte Blütengeneration im gleichen Jahre an, die aber meist im Herbst infolge der ungünstigen Witterung zerstört wird und unreif abfällt. Die dritte Blütengeneration der wilden Feige jedoch überwintert und mit ihr die sie bewohnenden Larven der Blastophaga, von denen wir vorhin bei unserer Schilderung ausgingen.

Daß die Befruchtung von Bedeutung für die normale Entwickelung der guten Smyrnafeigen ist, hat sich überall gezeigt, wo man sie importierte, ohne daß der Caprificus mit der Blastophaga zur Hand war. So gab sie z. B. in Californien minderwertige Früchte, bis Eisen auf die Idee kam, mit einer Vogelfeder Pollen eines Caprificus auf die Blütenstände einer Smyrnafeige zu übertragen. Das ergab wundervolle Früchte, und in der Folge hat man dann auch die Blastophaga in Amerika eingeführt und erzielt seither große Ernten schönster Smyrnafeigen.

Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei hier kurz erwähnt, daß in vielen Gegenden Feigenrassen gezogen werden, welche gute Früchte auf parthenogenetischem Wege liefern; sie können der Befruchtung und damit des Caprificus und seines Gallinsektes entbehren.

Die Besucher der tropischen Feigenbäume sind ebenfalls Chalcididen; viele von ihnen gehören auch zur Gattung Blastophaga, doch auch zu zahlreichen anderen Gattungen (Sycophaga, Sycorrhyctes u. a.). Nicht selten finden sich mehrere Arten aus solchen bei einer Feigenart.

Hier sind also sehr enge Beziehungen zwischen Insekt und Pflanzen zu konstatieren; die Fruchtbarkeit einer großen Anzahl von Samenanlagen wird geopfert, um die Befruchtung zu sichern. Etwas Ähnliches finden wir bei einer Anzahl anderer Pflanzen.

Einige unserer einheimischen Pflanzen, Lichtnelken und Verwandte, so Silene nutans, S. inflata, Lychnis flos cuculi, Saponaria-Arten werden von kleinen Eulen besucht, welche Honig saugen, Blütenstaub übertragen und dabei mit langer Legeröhre ihre Eier in den Fruchtknoten versenken. Die Raupen dieser Eulen aus den Gattungen Mamestra und Dianthoecia fressen einige der Samenanlagen, während die anderen zur Reife gelangen. Anthyllis, Colutea usw. werden in ähnlicher Weise von Bläulingen befruchtet.

Die merkwürdigste Entwickelung dieser Beziehungen tritt uns aber bei den nordamerikanischen Yucca-Arten entgegen. Die Befruchtung dieser schönen Blumen wird durch eine kleine Motte aus der Familie der Tineiden ausgeführt, und zwar in einer Art und Weise, welche weitgehende aktive Mitwirkung des Tieres erkennen läßt. Die Motte trägt nämlich Pollen, den sie mit einem besonderen Sammelapparat gewonnen hat, von einer Blüte zur anderen;

der Sammelapparat besteht aus dem sehr verlängerten und einrollbaren ersten Glied des Kiefertasters. Derselbe wird benutzt, um Pollen aus den Staubgefäßen zu schaben; zwischen Hals und Schenkelringen des ersten Beinpaares trägt die Motte das Paket Pollen, das sie in einer Blüte eingeheimst hat, und welches die dreifache Größe des Mottenkopfes erreicht, zu einer anderen Blüte. Dort klammert sie sich an zwei Staubfäden fest, bohrt ihren Legebohrer in den Fruchtknoten ein und legt ein Ei oder mehrere ab. Dann macht sie sich daran, mit emsiger Bemühung unter Benutzung ihres Rüssels den Pollenballen in die trichterförmige Narbe zu stopfen. Darauf legt sie eventuell weitere Eier ab, kehrt zur Narbe zurück und stopft noch von ihrem Vorrat von Pollen in die Rillen derselben. So sichert sie die Befruchtung und damit die Entwickelung der Samenanlagen, welche ihre Larven als Nahrung brauchen. Diese fressen von den Anlagen je 10—20 Stück, die ihnen geopfert werden, für die übrigen, die ohne die Mithilfe der Mottenmutter auch nicht zur Befruchtung und Entwickelung gelangt wären. Es bleiben immer 100—200 gut sich entwickelnde Samen übrig. Die Verpuppung der heranwachsenden Larven erfolgt in der Erde, nachdem sie sich durch die Fruchtknotenwand durchgefressen und an einem Faden auf die Erde herabgelassen haben.

Indem wir hiermit den wichtigen Abschnitt abschließen, der uns zeigte, wie die Tierwelt sich der für sie unentbehrlichen Urnahrung bemächtigt, wollen wir einen kurzen Rückblick auf die gewonnenen Erfahrungen werfen. Wir haben gesehen, daß ein ungeheueres Arsenal von Mitteln aufgeboten wird, um den in der Pflanzenwelt aufgespeicherten Nahrungsschatz für die Tierwelt auszubeuten. Ganze Armeen von Tieren werden gegen die Pflanzen losgelassen und führen gegen sie einen ungeheueren Vertilgungskrieg. Die Pflanzenwelt steht diesem Ansturm aber nicht wehrlos gegenüber. So viele Verteidigungsmittel sie aber auch gegen die sie bedrängenden Tiere ausgebildet hat, immer neue Anpassungen der letzteren haben sie wieder überboten. Wirkung und Gegenwirkung halten sich das Gleichgewicht. Tierwelt und Pflanzenwelt bilden eine große Lebensgemeinschaft, deren einzelne Glieder in der kompliziertesten Weise voneinander abhängig sind. Als Ganzes sind sie in einem Gleichgewichtszustand, der durch gelegentliche Störungen der Beziehungen zwischen einzelnen der Glieder der beiden Reiche nicht erschüttert wird.



Abb. 72. Pflanzenfressender Käfer Chelorrhina Savagei Harris. Guinea. Vergr. 2 mal. Orig. nach der Natur.

3. Tierfressende Tiere.

Verschaffen wir uns zunächst einen flüchtigen Überblick über die Ernährungsweise der Tiere, welche andere Tiere fressen! Zu diesem Zweck wollen wir die einzelnen Stämme des Tierreichs der Reihe nach durchgehen und feststellen, welchen ihrer Mitbrüder sie als Nahrung dienen.

Protozoenfresser sind meist kleine Tiere, vor allem Protozoen selber. Viele von ihnen fressen mit den Protozoen kleine ein- und mehrzellige Pflanzen, wie wir früher (S. 30) schon erwähnten; auch auf kleine vielzellige Tiere, wie Rotatorien, kleine Würmer, kleine niedere Krebse und Larven sind solche Tiere erpicht; die Entscheidung, ob sie ein Tier als Nahrung verwenden oder nicht, wird durch dessen Größe und Erbeutbarkeit gegeben. So sehen wir z. B. unsere großen Süßwasseramöben oft voll von Paramäzien, Stentoren, aber auch Teilen von Würmern, kleinen Kopepoden usw., welche neben Diatomeen und Algen ihren Körper erfüllen. Rhumbler wies im Zellplasma von Globigerinen, jenen schwebenden Foraminiferen, die Muskelreste gefressener Kopepoden nach; ich habe selbst beobachtet, wie Noctiluca miliaris Sur. Peridineen, Flagellaten, Wurmlarven und marine Kladozeren fraß.

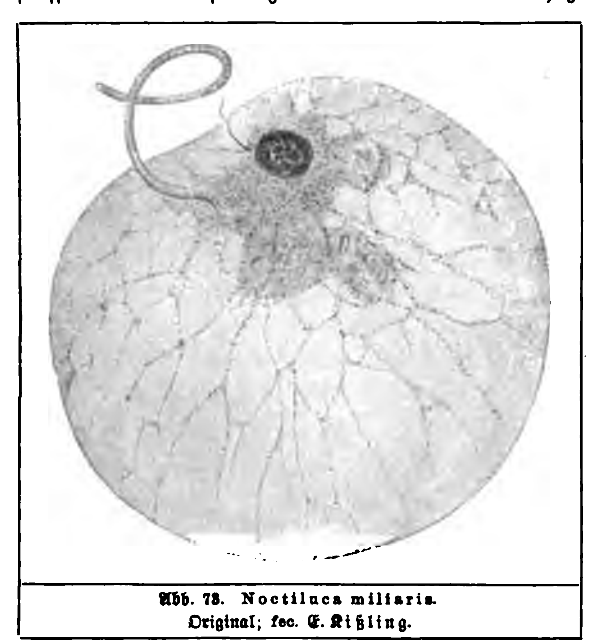


Abb. 73. Noctiluca miliaris. Original; fec. E. Rißling.

Unter den höheren Wimperinfusorien gibt es zahlreiche Formen, welche andere Infusorien fressen und um sie zu erbeuten, oft in sehr charakteristischer Weise auf sie Jagd machen. So sind Didinium nasutum und Coleps hirtus eifrige Räuber, welche sich oft so voll kleiner Flagellaten und Ciliaten stopfen, daß ihr Körper vollkommen deformiert wird. Sie greifen auch nicht selten Protozoen an, deren Körper ihren eigenen an Größe mehrfach übertrifft, und sie sind imstande, solche übergroße Nahrungsbrocken auch zu verschlucken (vgl. Bd. I, Abb. 167, S. 266). Zu diesem Zwecke sind diese Protozoen vielfach mit besonderen Stützapparaten der stark erweiterungsfähigen Mundöffnung, sog. Reusenapparaten u. dgl. versehen. Mit ihrem großen Mund schieben sie sich fast wie Schlangen über den Körper ihrer Opfer vorwärts, die sie so allmählich hinabschlingen.

Wir wollen hier natürlich nicht auf all die Tiere eingehen, welche mit Detritus und zerfallenden organischen Substanzen die in solchen lebenden Protozoen als wesentlichen Bestandteil der Nahrung mit aufnehmen. Von ihnen werden wir später zu sprechen haben. Zu ihnen gehören eigentlich alle größeren Tiere, in deren Nahrung Protozoen eine Rolle spielen. Selten sehen wir einmal einen Fisch oder Krebs die wie ein Rasen Wände, Steine oder Holzstücke unter Wasser überziehenden Foraminiferen oder festsitzenden Infusorien abweiden. Und noch seltener dürften Fälle sein, wie der, über den jüngst Hofer berichtet hat; in Straßburg war der ganze Boden von Abwasserweihern mit einem schimmelartigen Rasen bedeckt, der aus ungezählten Millionen von Vorticelliden, also festsitzenden, gestielten Infusorien

bestand. Die in diesen Weihern eingesetzten Karpfen „grasten“ nun geradezu auf dieser eigenartigen Weide und wurden dick und fett dabei.

Eine besondere Stellung nehmen die Cölenteratenfresser ein, denn die wehrhaften Nesseltiere sind gegen die Angriffe vieler Widersacher durch ihre Nesselkapseln sehr ausgiebig geschützt. Es seien hier nur einige hierher gehörige Formen erwähnt; ihre besonderen Anpassungen werden erst verständlich sein, wenn wir die Schutzanpassungen ihrer Opfer studiert haben, was erst im nächsten Hauptstück geschehen soll. Natürlich soll auch von jenen Tieren nicht die Rede sein, welche kleine planktonische Cölenteraten gelegentlich als Bestandteile einer größeren Mahlzeit aufnehmen. Die gefräßigen Rippenquallen (Ktenophoren) aus der Gattung Beroë fressen nicht nur ihre fast ebenso großen Artgenossen, sondern oft viel größere Individuen anderer Ktenophorenarten; so beobachtete Chun eine Beroë forskali Ch., die eine Eucharis verschlang, deren zarter Körper ihren eigenen um das Doppelte an Größe übertraf. Unter den Stachelhäutern sind besonders die Schlangensterne (Ophiuriden) hervorzuheben, welche die Rinde der Hornkorallen abweiden. Als Tiere, welche vorzugsweise, manchmal sogar ausschließlich Cölenteraten zur Nahrung verwenden, hätten wir vor allem Schnecken und Fische zu nennen, daneben auch einige Krebse. Vor allem die Schnecken sind bemerkenswert. Von der blauen Hochseeschnecke Janthina wird angegeben, daß sie sich sogar vor den furchtbaren Nesselbatterien der Siphonophoren nicht fürchtet. Auch die zu den Äolidiern gehörige, lasurblaue Hochseeschnecke Glaucus atlanticus Forst. frißt Siphonophoren, besonders Velellen. Sonst werden im allgemeinen die planktonischen Tiere den träg beweglichen Schnecken schwer erreichbar sein. Um so ausgiebiger ist ihre Freßtätigkeit an festsitzenden Tieren, auf denen sie leben, wie ihre Verwandten auf den Landpflanzen. Die niedersten Schnecken, die Neomenien, findet man ausschließlich auf Hornkorallen und Verwandten. Arten von Ovula und Pedicularia fressen die Polypen der Riffkorallen. Auf den Tierstöcken der Hydroiden, der Hornkorallen, Steinkorallen, auch auf Aktinien usw. findet man sehr regelmäßig Schnecken, die am Stamm klettern und die Polypen oder Teile derselben abweiden. Einige von ihnen verdienen wegen gewisser Eigentümlichkeiten unsere besondere Aufmerksamkeit.

Es sind dies Äolidier, Schnecken aus der Gruppe der Hinterkiemer (Opisthobranchier), welche wegen des Mangels einer Schale auch als marine Nacktschnecken bezeichnet werden.

Wir finden diese schönen, bunten Schnecken sehr häufig auf den Stöcken von Hydroiden und anderen Nesseltieren; da fallen sie durch ihre eigenartige Gestalt und ihre lebhaften Farben sehr auf. Sie haben nämlich am Rücken lange Fortsätze, die nicht selten verästelt und vielfach ganz besonders lebhaft gefärbt sind. Man findet gewisse Arten mit einiger Regelmäßigkeit auf denselben Tieren, so z. B. Aeolis drummondi auf Tubularia indivisa, Amphorina coerulea auf Sertularella, Aeolidiella alderi auf den Seeanemonen der Gattung Sagartia usw. Sie nähren sich auch tatsächlich von den Nesseltieren, auf denen sie leben, wie die Untersuchung ihres Darminhaltes beweist. Sie sind aber nicht absolut an eine Nesseltierart gebunden; denn besonders bei künstlicher Fütterung zeigt sich, daß sie sich leicht an andere Arten gewöhnen lassen.

Diese nesseltierfressenden Äolidier sind wegen gewisser Eigentümlichkeiten besonders genau untersucht worden. Sie besitzen nämlich am Ende der Rückenpapillen feine Poren, die in einen Sack führen, dessen Wand in den Zellen zahlreiche Nesselkapseln enthält. Wie die Untersuchungen von Wright, Glaser und Grosvenor gezeigt haben, rühren diese Nesselkapseln aus der jeweiligen Nahrung der Äolidier her; fressen sie andere Cölenteraten als



Abb. 74. Die Riesenkrabbe (Kaempfferia [Macrocheira] Kaempfferi d. H).
Nat. Größe bis zwei Meter. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

gewöhnlich, so treten in ihren Rückenpapillen andere Nesselkapseln auf, und zwar die der nunmehr gefressenen Tiere. Das erklärt sich dadurch, daß die Nesselsäcke am Ende der Rückenpapillen die terminalen Teile der Leberblindsäcke der Schnecken sind. Die Äolidier gehören nämlich zu den kladohepatischen Schnecken, d. h. zu denjenigen, deren Leber (besser Mitteldarmsack) nicht einen mehr oder minder einheitlichen Sack bildet, sondern bei denen vom Darm aus ein ganzer Wald von Leberblindsäcken ausgeht; diese ragen in die Papillen hinein, und so können die Nesselkapseln der gefressenen Tiere mit Bestandteilen des Darminhaltes in diese Blindsäcke gelangen, und daß dies der normale Weg ist, zeigen zahlreiche Experimente, welche die obengenannten Forscher anstellten. Was aber bei dieser Ernährungsweise das merkwürdigste ist, das ist die Tatsache, daß die Nesselkapseln in den Endsäcken in den Zellen der Wand in unexplodiertem Zustand sitzen, und daß die Schnecke die entlehnten Waffen zu ihrer eigenen Verteidigung benützt. Natürlich nicht gegen ihre Beutetiere, die jedenfalls gegen die von ihnen selbst stammenden Nesselkapseln immun sein werden; dagegen sind sie wohl sehr wirksam gegen kleine Fische, welche die Rückenpapillen abzureißen suchen. Man hat nämlich gefunden, daß die Nesselkapseln in den Rückenpapillen sich dann entladen, wenn jene stark gezerrt oder abgerissen werden.

Auch bei einigen Krustazeen ist Ernährung auf Kosten von Cölenteraten bekannt; so fressen Gespensterkrebschen (Caprelliden) Hydroidenköpfchen, und ich konnte nachweisen, daß sich im Magen von großen Krabben (japanische Riesenkrabbe, Kaempfferia Kaempfferi d. H.) große Korallenstücke fanden. Die amphipoden Krebse aus der Unterfamilie der Hyperinen leben vorwiegend am Körper von Medusen, deren Körpergallerte, Geschlechtsorgane, Mundstiel und Arme sie benagen. Von der Krabbe Latreillia elegans Risso wird berichtet, daß sie die Polypenköpfchen der Tubularienstöcke mit den Scheren abkneift und sich auf die Stacheln des Rückens und der Beine festheftet, um sie später zu verzehren.

Cölenteratenfresser sind ferner unter den Fischen häufig; wir wollen hier ganz absehen von den Jungfischen zahlreicher Arten, wie Caranx trachurus u. a., die sich unter den Schirmen von Medusen ansammeln, z. T. um deren Schutz zu genießen, die aber dennoch

nach Eisig Teile des Medusenkörpers zu ihrer Ernährung verwenden. Eine Anzahl pelagischer Fische gehört zu den ausgesprochenen Medusenfängern. So hat man den Magen des eigenartigen Mondfisches (Orthagoriscus mola Bl. Schn.) oft gepropft voll Medusen gefunden. Viele Fische sind Korallenfresser; so ist es bekannt, daß Prionurus coume, Platax capi, Balistes erypteron, Ichthyophis tigrinus und pantherinus und fast alle Scariden und Diodonten Korallenpolypen abweiden. Ja die letzteren können mit ihren gewaltigen Vorderzähnen, die wie ein fester Schnabel gestaltet sind, sogar die Äste von Riffkorallen abknacken. Quoy und Gaimard fanden im Magen von Diodon caeruleus Korallenstücke von einem Gewicht bis zu zwei Pfund.

Auch die Echinodermen, die Stachelhäuter, haben ihre Feinde. Früher nahm man wohl vielfach an, daß die Kalkstacheln und sonstigen Panzergebilde ihrer Haut sie für die meisten Tiere unangreifbar und unschmackhaft machten. Man hat aber im Laufe der Zeit herausgefunden, daß auch ihre Schutzwaffen durch die Angriffswaffen anderer Tiere überboten werden. Und zwar sind die Tiere, welche ihnen gefährlich werden, merkwürdigerweise Formen mit weichem Körper, es sind Schnecken; die Doliiden, Cassiden und Tritoniiden sind ausgesprochene Echinodermenfresser, also Spezialisten, welche durch besondere chemische Mittel in den Stand gesetzt sind, die Seesterne, Seeigel und Holothurien zu überwinden und ihre Kalkmassen aufzulösen. Auf welche Weise dies geschieht, soll erst weiter unten erörtert werden. Auch Echinodermen selber bewältigen ihre Verwandten. So sind Seesterne gefährliche Feinde von Seeigeln, deren Stachelbedeckung sie nicht davor bewahrt, von dem zarthäutigen Magen jener umhüllt zu werden.

Im Magen der japanischen Riesenkrabbe (Kaempfferia Kaempfferi d. H.) fand de Haan Mengen von Seesternen, welche also ebenfalls von diesem gefräßigen Tier verzehrt werden. Ebenfalls in Japan konnte ich feststellen, daß die kleinen Haie aus der Gattung Cestracion Seeigel, Schlangensterne usw. fressen, und das werden auch noch andere Haie und Rochen tun.

Würmer werden von außerordentlich vielen Tieren gefressen. Entsprechend den vielen Formen und verschiedenartigen Lebensweisen der Würmer müssen wir natürlich auch unter ihren Feinden mancherlei Gruppen unterscheiden. Selbst die flinken Pfeilwürmer (Chaetognatha) werden gelegentlich sogar von festsitzenden Tieren gefangen (Abb. 76).

Unter den räuberischen Echinodermen und Krebsen gibt es nicht wenige, welche Röhrenwürmer abweiden, im Schlamm bohrende Formen erbeuten und frei herumschwimmende Arten z. B. Anneliden fangen. Auch Schnecken und vor allem Fische sind eifrige Verfolger der Würmer. Jeder Aquarienliebhaber weiß, wie gern viele unserer Aquarienfische die schlammbewohnenden Oligochaeten z. B. Tubifex und andere Formen fressen. Auch Amphibien und Vögel fressen manche wasserbewohnenden Würmer. Seevögel picken die schlammbohrenden Formen wie Arenicola u. a. bei der Ebbe aus ihren Löchern heraus. Wie gerne dieselben auch von Fischen gefressen werden, weiß jeder Fischer; denn zu vielen Tausenden werden sie z. B. an der Küste der Nordsee gesammelt, um als beliebter und erfolgreicher Köder zu dienen.

Doch ist bei den luftbewohnenden Tieren die Zahl der Formen, welche die Erdwürmer, die sog. Regenwürmer, verfolgen, besonders groß. Es gibt ja eine ungeheure Zahl von Arten dieser eigenartigen Erdbewohner und, wo sie vorkommen, sind sie in der Regel in großer Individuenzahl vorhanden. Da ist es kein Wunder, wenn sie viele Verfolger haben, von den niederen bis zu den höchsten Tieren. Schon unter den niedersten Würmern finden sich ihre Feinde; die Landplanarien, Plattwürmer, die in den Tropen an feuchten Orten,

also in Urwäldern, unter Steinen, unter morschen, gestürzten Baumstämmen usw. in großer Artenzahl vorkommen, und welche eine Größe von 10 cm und darüber erreichen können, ernähren sich zum Teil ausschließlich von Regenwürmern (Abb. 75).

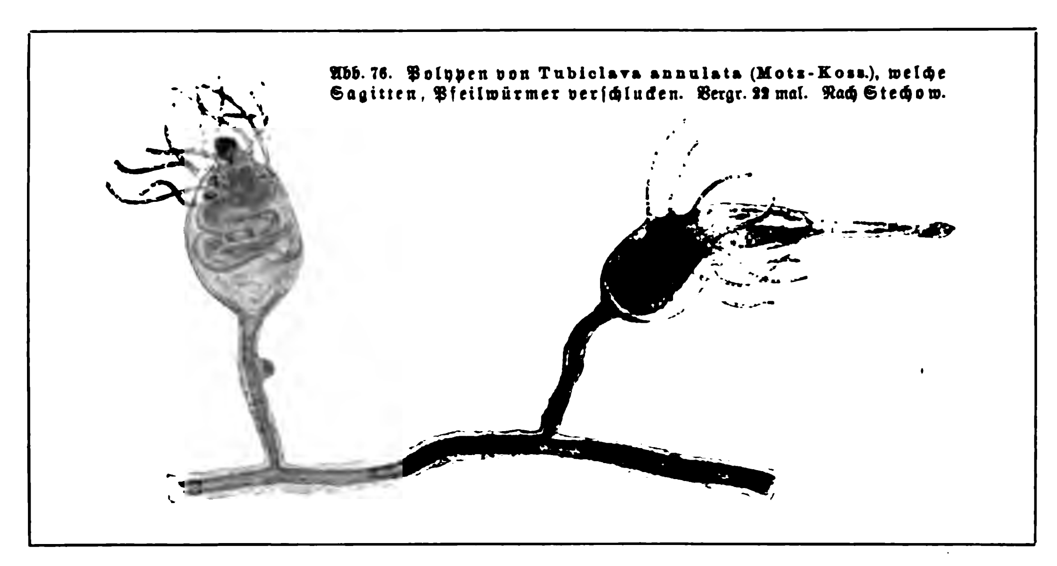
Das gleiche gilt von einer großen Anzahl von Arthropoden: Tausendfüßler (Scolopendriden), ferner vor allem Käfer (Laufkäfer), auch Heuschrecken vertilgen zahlreiche Regenwürmer. Ebenso sind unter den Landschnecken die räuberischen Formen sehr auf diese leicht zu erbeutenden und bequem zu fressenden Tiere erpicht. Unter unseren Landschnecken sind einige relativ kleine und zarte Formen sehr eifrige Räuber; es sind das die Raubschnecken aus den Gattungen Vitrina, Daudebardia, Hyalinia. Sie vermögen in eigenartiger Weise ihren Schlundkopf vorzustoßen und mit ihrer langzähnigen Radula ihre Beute zu fassen (vgl. S. 154, Abb. 94—96)). Sie fressen vorwiegend Regenwürmer, daneben auch Insektenlarven, Asseln, andere Schnecken, ja selbst Artgenossen.



Abb. 75. Landplanarie (Bipalium Strubelli Graff.). Nach L. v. Graff. Verkl. ²/₃ mal.

Unter den Landwirbeltieren sind neben den Fröschen, Kröten und Salamandern, die manchem Regenwurm das Leben kosten, einige Spezialisten zu nennen, welche diesen Tieren ganz besonders intensiv nachstellen, und zwar sowohl Amphibien als auch Reptilien. In beiden Klassen gibt es Formen, welche selber wie Regenwürmer unter der Erde leben, in ihrem Aussehen an Regenwürmer erinnern und auf diese eifrig Jagd machen. Unter den Amphibien sind es die Blindwühlen (Coeciliiden), welche in den Tropen der alten und neuen Welt verbreitet sind. Speziell von Ichthyophis glutinosus D. B., der Ceylonischen Blindwühle, geben F. u. P. Sarasin an, daß sie außer kleinen Schlangen vor allem Regenwürmer frißt. Dasselbe gilt von einer Reihe unterirdisch lebender Schlangen, den Schildschwänzen (Uropeltiden), den Walzenschlangen (Cylindrophis), den Blindschlangen (Typhlopiden). Noch auffallender erinnern in Gestalt und Lebensweise an ihre Opfer die Ringelechsen (Euchirotiden und Amphisbäniden), die auch Doppelechsen genannt werden, da ihr Kopf und Schwanzende bei oberflächlicher Betrachtung oft verwechselt wird. Die Euchirotiden mit kleinen verkümmerten Vorderextremitäten zeigen uns den Weg an, auf welchem diese Bodenbewohner von vierbeinigen Eidechsen abzuleiten sind. Sie fressen außer Regenwürmern auch kleine Insekten, vor allem Termiten und Ameisen, in deren unterirdische Bauten sie eindringen. Die kleine nordamerikanische Rhineura floridana (Baird) ist so zart, daß sie nur kleine und junge Regenwürmer bewältigen kann, die großen würden sie selber in allen Dimensionen übertreffen. — Allgemein bekannt ist ja auch, daß unsere Blindschleiche (Anguis fragilis L.) sich ausschließlich von Regenwürmern und Nacktschnecken, hier und da auch unbehaarten Raupen ernährt.

Daß es unter den Vögeln viele Wurmliebhaber gibt, brauche ich auch kaum hervorzuheben. Jeder von uns hat schon die Schwarzamsel beobachtet, wenn sie im Gras Regenwürmer sammelte, und wie sie verfahren auch die anderen Drosselarten und viele andere Vögel. Wir wollen hier nur einige an das Suchen nach Regenwürmern besonders angepaßte Formen hervorheben, so die schnepfenartigen Vögel, deren Schnabelbau und Methode des Wurmfangs schon im 1. Band S. 309 erörtert wurde. Einer ähnlichen Fangmethode befleißigen sich auch die verschiedenen Arten des neuseeländischen Kiwis oder Schnepfenstraußes (Apteryx Oweni Gould, Mantelli Gould u. a.).


Abb. 76. Polypen von Tubiclava annulata (Motz-Kossa.), welche Sagitten, Pfeilwürmer verschlucken. Vergr. 22 mal. Nach Stechow.

Bei Apteryx Mantelli hat Butler die Fangmethode beobachtet und beschrieben. Dieser Kiwi ist wie seine Gattungsgenossen ein nächtliches Tier, und es wäre schwer gewesen ihn zu beobachten, wenn er nicht zufällig leuchtende Regenwürmer gefangen hätte. Das Tier bohrte mit seinem langen Schnabel in der Erde und fand die Würmer, wohl vom Geruchssinn und hauptsächlich vom fein entwickelten Tastsinn geleitet. Langsam wurde der gefundene Wurm aus dem Boden gezogen, mit dem Schnabel gegen die Erde oder einen Stein geschlagen, um ihn zu töten (?), dann in die Luft geworfen und zum Schlucken aufgefangen. Nach der Prozedur leuchteten die Schnabelränder des Vogels.

Auch unter den Säugetieren gibt es besondere Liebhaber der Regenwürmer. Unter ihnen sind vor allem Insektivoren hervorzuheben; die bodenbewohnenden Formen, wie Spitzmäuse und ihre Verwandten, sind alle eifrige Verfolger der Regenwürmer. Besonders bekannt ist diese Tätigkeit beim Maulwurf, der ja auf seinen unterirdischen Streifzügen außer auf Engerlinge und andere Insekten es besonders auf Regenwürmer abgesehen hat. Man hat sogar in seinen Nestern ganze Vorräte von eingefangenen Regenwürmern gefunden und dabei etwas sehr Merkwürdiges feststellen können. Die Regenwürmer sind bekanntlich sehr regenerationsfähig, das Hinterende kann das Vorderende und umgekehrt, kleine Stücke aus der Mitte können beide Enden nachwachsen lassen. Schneidet man ein kleines Stück vom Vorderende ab, so kann aus diesem wieder ein ganzer Wurm werden; schneidet man aber einige der ersten Segmente des Wurmkörpers weg, so kann ohne sie der ganze große Wurmkörper sich nicht wieder ergänzen, und das Tier bleibt ohne zu sterben lange Zeit gelähmt liegen. Es scheint, daß diese Eigentümlichkeit der Regenwürmer den Maulwürfen zustatten kommt, denn in ihren Vorratsklumpen fand Ritzema Bos ausschließlich solche Regenwürmer (300 Stück in einem Fall), die durch Wegbeißen der ersten Segmente gelähmt sind, denen aber dem Gesagten zufolge die fehlenden Teile nicht etwa in kurzer Zeit nachwachsen können. So bleiben sie also liegen, bis ihr Besitzer bei eintretender Not seinen Vorrat anzugreifen genötigt ist. Ob diese Methode allen oder auch nur vielen Maulwürfen zukommt, bedarf noch der Untersuchung. Jedenfalls findet man die Regenwürmer stets in mehr oder weniger verstümmeltem Zustand, der sie verhindert wegzukriechen.

Es ist kein Wunder, daß die meist verteidigungsunfähigen Weichtiere, welche noch dazu vielfach in großen Zahlen gesellig lebend vorkommen, mit ihrem an Nährstoffen reichen

Körper die begehrte Nahrung für eine Menge von Tieren darstellen. Wohl sind sie oft durch Schalen und allerhand andere Mittel gegen viele Feinde ausreichend geschützt. Aber sehr viele werden ihrer trotzdem Herr.

Viele Würmer nähren sich von Mollusken, so besonders die Egel des Süßwassers, von denen der Pferdeegel (Aulastoma gulo M.-T.) Schnecken frißt, daneben aber auch Insektenlarven, Würmer, kleine Fische usw. Vor allem sind aber als Schneckenfresser die Vertreter der Gattung Clepsine Sav. zu nennen, die den deutschen Namen Schneckenegel führen. Clepsine bioculata (Bergm.) frißt mit Vorliebe Physa-Arten, Cl. sexoculata (Bergm.) saugt die häufigen Planorbis- und Lymnaea-Arten aus.

Wir sahen vorhin, daß Echinodermen von Schnecken überwunden werden; das Geschlecht der Weichtiere muß dafür Buße zahlen. Stachelhäuter, vor allem Seesterne gehören zu den gefährlichsten Feinden der Mollusken. Im Magen von Seesternen finden wir nicht selten ganze Konchyliensammlungen beieinander, darunter Schneckengehäuse von solcher Größe und spitzen Gestalt, daß der Körper des Tieres deformiert wird und der Magen eine merkwürdige Widerstandsfähigkeit aufweisen muß. Da findet man Dentalium, Chiton, Litorina, Terebra, Strombus, Murex, Mytilus, Tellina, Cardium, Venus, Pecten, Donax etc., daneben die Reste von Anneliden, Seeigeln, Spatangen, Seesternen, Krustazeen und Fischen (vgl. unten S. 166). In einem Seestern fand Hamann 10 Pecten, 6 Tellina, etliche Conus und 5 Dentalium. Seesterne mit großer Scheibe nehmen ihre Opfer ganz oder teilweise in den Magen auf und lassen dessen Säfte auf jene einwirken. Die Formen mit kleiner Scheibe und langen Armen, wie die Asterias-Arten (A. glacialis, A. violacea etc.), verfahren ganz anders. Daß Asterias-Arten zu den schlimmsten Feinden der Muscheln, speziell der Mießmuschelpflanzungen und Austernbänke gehören, das wurde ja im 1. Band, S. 279 schon erörtert. Jeder, der am Meer längere Zeit geweilt hat, konnte wohl das erstaunliche Schauspiel beobachten, welches ein Seestern darbietet, der mit seinen Ambulakralfüßchen eine Muschel zum Öffnen ihrer Schalen zwingt, während er seinen ausgestülpten Magen über ihren Weichkörper hängt und ihn allmählich zu verdauen beginnt (vgl. Bd. 1, S. 280). So versenken sie ihren Magen auch tief in die Gehäuse von Schnecken und verdauen sie im Innern ihrer eigenen Schale, wie das z. B. Mac Andrew und Barrat bei einem Asterias beobachteten, der eine Litorina vertilgte. Ein mittelgroßer Seestern öffnet durch den aus entgegengesetzten Richtungen wirkenden Zug seiner Ambulakralfüßchen eine Venusmuschel in 15—20 Minuten und braucht zu ihrer Verdauung $8^1/_2$ Stunden; ein mittelgroßer Asterias glacialis hat eine Auster von $2^1/_2$ cm Durchmesser in 4 Stunden vollkommen verdaut. In den Jahren 1887, 88 und 89 sollen Seesterne nach Collins auf den Austerbänken von Connecticut einen Schaden von 463600, 631500 und 412250 Dollars angerichtet haben.

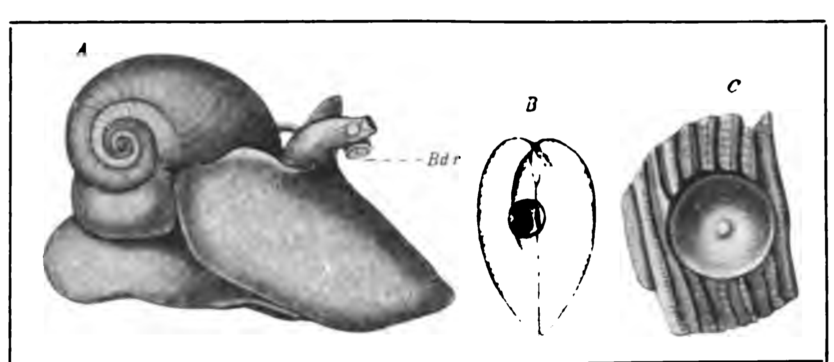
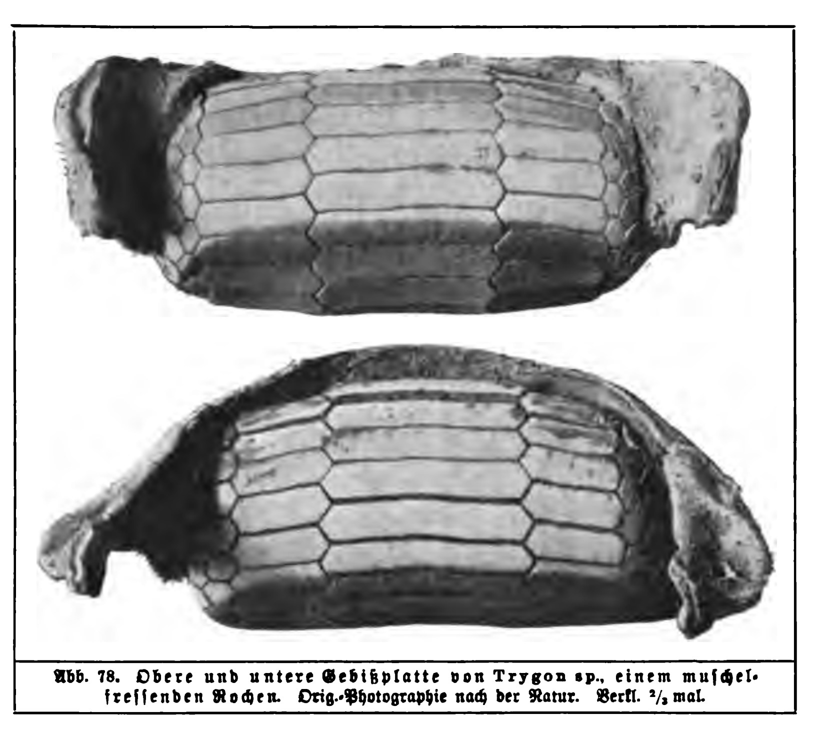


Abb. 77. *A* Meeresschnecke (Natica josephina) mit Bohrdrüse (*Bdr*) am ausgestreckten Rüssel, *B* auf der Schalennaht angebohrte Muschel, *C* unvollendetes Bohrloch. Nach P. Schiemenz.

Auch Krebse


Abb. 78. Obere und untere Gebißplatte von Trygon sp., einem muschelfressenden Rochen. Orig.-Photographie nach der Natur. Verkl. 2/3 mal.

nähren sich bisweilen von Mollusken, doch steht ihre Wirksamkeit weit zurück gegen die Tätigkeit, welche Weichtiere selber gegen ihre Stammgenossen entfalten. Viele Schnecken nähren sich ausschließlich von Muscheln und von Schnecken, oft von selbst nahe verwandten Arten. Da wir gerade in den Seesternen Austernfeinde erwähnt haben, können wir aus dem Reich der Mollusken gleich einige Formen anschließen, die an Schädlichkeit für die Austernzucht mit ihnen rivalisieren. Murex erinaceus (L.) durchbohrt nach Moebius mit seiner Radula die Schalen der französischen Austern, und Urosalpinx cinerea (Say) wird in der gleichen Weise der nordamerikanischen Auster (Ostrea virginiana Gm.) gefährlich. Auch Murex fortispinus L. frißt Muscheln. Concholepas frißt Mytilus-Arten; die Natica-Arten, Purpura lapillus L. und viele andere Arten bohren die Schalen anderer Schnecken an, um den durch den Deckel geschützten Inhalt auszufressen, so bei Litorinen, Trochus-Arten usw. Viele solche Schnecken sind mit besonderen Bohrdrüsen versehen, deren Sekret die Schalen der Opfer aufzulösen vermag (Abb. 77).

Auch die planktonischen Schnecken sind vielfach räuberisch. So ist es bekannt, daß die gymnosomen Pteropoden sich u. a. von Thekosomen ernähren. Sie fangen zum Teil mit Hilfe von ausgestoßenen Schleimfäden, zum Teil mit ihren Saugnäpfen. Clio borealis Brug., das sogenannte Walfischaas, welches in ungeheuren pelagischen Schaaren die nordischen Meere bevölkert, lebt hauptsächlich von dem kleinen beschalten Pteropoden Limacina arctica, das es nach Simroth mit seinen klebrigen Mundfühlern einfängt. Um in die Schale der Thekosomen eindringen zu können, benutzen die Gymnosomen ihre ausstülpbaren Hakensäcke und den weit vorstreckbaren Rüssel. Die Gymnosomen selber werden von Schwimmschnecken (Heteropoden) und anderen größeren Planktonmollusken gefangen.

Die Landschnecken finden auch unter den Insekten einige Verfolger. So ernähren sich die Larven der Leuchtkäfer (Lampyris) von Schnecken, z. B. Helix hortensis. Der große Laufkäfer Procrustes coriaceus und seine Larven leben vorwiegend von Helixarten, P. Hesse hat in Oberitalien Procrustes ähnliche Käfer beim Aufbeißen von Helixschalen beobachtet.

Unter den Fischen gibt es zahlreiche Molluskenfresser, vor allem Rochen und Haie, auch zahlreiche bodenbewohnende Knochenfische. In dem Magen der gefräßigen Haie aus



Abb. 79. Winkelschnabel (Anarhynchus frontalis) beim Umdrehen von Steinen. Orig.

den Gattungen Scyllium, Lamna, Acanthias, Carcharias fand man oft in Mengen Tintenfische aus den Gattungen Octopus und Loligo. Unter den Rochen wären besonders die Trygoniden zu nennen, welche mit ihren aus harten Pflasterzähnen gebildeten Mahlplatten sehr dickschalige Muscheln zu zerquetschen vermögen (Abb. 78). Ähnlich verhalten sich die Cestracion-Arten. Von den Formen des Süßwassers verdienen besonders die Lungenfische hervorgehoben zu werden. Nach Semon nimmt Ceratodus große Massen von Pflanzen in seinen Darm auf, um die zwischen ihnen verborgenen Tiere, unter anderen kleine Muscheln zu verdauen, während die Pflanzen unverdaut wieder abgehen. Lepidosiren nährt sich nach Kerr in Paraguay vorwiegend von Ampullarien; in München hielten wir längere Zeit mehrere Exemplare dieses interessanten Fisches; sie fraßen gern kleine Fische, Kaulquappen usw., aber vor allem liebten sie Paludinen, die sie mit lautem Geräusch aufknackten; denn wie bei allen molluskenfressenden Fischen besteht ihr Gebiß aus die Schalen zermalmenden Platten, in ihrem Fall niederen, breiten Zähnen.

Unter den Amphibien sind als Vertilger von Nacktschnecken vor allem Froschlurche, doch auch Salamander zu nennen. Weichtierfressende Reptilien finden sich unter den Schildkröten; die Familie der das Süßwasser bewohnenden Trionychiden enthält zahlreiche Formen, deren Nahrung zum großen Teil aus Schnecken besteht. Auch unter den Eidechsen finden sich Schneckenliebhaber; so ist durch Loennberg bekannt geworden, daß einige Varanus-Arten (z. B. Varanus niloticus Dum. und Bibr.) den Charakter ihres Gebisses durch Gewöhnung an das Zerbeißen von Molluskenschalen ändern können; es entsteht dann (z. B. in Kamerun) eine Rasse, welche statt der spitzen Eidechsenzähne breite, starke Mahlzähne bekommt.

Unendlich ist die Zahl der molluskenvertilgenden Vögel. Wir können hier nur einige Beispiele anführen. Viele der Strandläufer und Regenpfeifer suchen in der Strandzone

nach kleinen Muscheln und Schnecken, die sie vom Boden aufpicken, während Brachvögel und Ibisse mit ihren gekrümmten Schnäbeln wie mit Pinzetten in Verstecken nach ihnen suchen. Manche Formen sind durch die eigenartige Form ihrer Schnäbel imstande, unter Steine zu langen oder sie umzudrehen, wobei sie neben Mollusken meist auch Krustazeen und andere Tiere erbeuten. So verfahren die Steinwälzer (Strepsilas) und der Winkelschnabel (Anarhynchus frontalis Abb. 79), dessen Schnabel im vorderen Drittel nach rechts in scharfem Winkel umgebogen ist. Der Vogel umwandelt die Steine, indem er die abgebogene Schnabelspitze ihnen zukehrt, mit ihr unter ihnen entlangtastet oder sie verwendet, um jene durch Hebelwirkung umzudrehen. Ob der Klaffschnabel (Anastomus lamelliger Abb. 80) auch ein Muschelfresser ist, der in der Lücke seines Schnabels große Muscheln in die Luft trägt, um sie herabfallen und an Steinen zerschellen zu lassen, darüber habe ich in der Literatur keine direkten Beobachtungen finden können. Ausgesprochene Muschelfresser sind dagegen Formen, wie die Austernfischer (Ostralegus), welche mit ihrem langen, festen, meißelartigen Schnabel auch starke Muschelschalen aufzuklopfen vermögen. Die großen Scharen des Austernfischers an unserer Nordseeküste vertilgen Unmassen von Miesmuscheln.

Auch die Landschnecken haben ihre zahlreichen Liebhaber. Unsere Raben und Krähen sind eifrige Schneckenfresser; neben ihnen Häher, Elstern, Dohlen, vor allem die Alpendohle. Aber auch unsere großen Hühnervögel verschmähen die Schnecken nicht. Ich fand gelegentlich im Vormagen von Fasanen bis zu 26 Schalen von Helix nemoralis L. In den Tropen beteiligen sich sehr viele Vögel am Schneckenessen. Abb. 81 gibt uns hiezu eine lehrreiche Illustration aus dem tropischen Nordaustralien. Da sehen wir die Reste von Schneckenmahlzeiten angehäuft, welche an dieser Stelle alle möglichen Vögel zu sich genommen haben: Laubenvögel, Eisvögel und viele andere. Sie alle haben die Schneckenschalen an einem Stein aufgeklopft, der auf dem Bilde zu sehen ist und zu dem jedesmal die Vögel hinfliegen, wenn sie Beute gemacht haben. Eine nicht minder große Rolle spielen Seevögel als Vertilger von Cephalopoden. Manche Pinguinarten leben ausschließlich von pelagischen Cephalopoden.

Auch die Säugetiere stellen ihr Kontingent zu dem Heere der Weichtierliebhaber. Schon unter den niedersten Säugern begegnen wir solchen. Das Schnabeltier (Ornithorhynchus



Abb. 80. Kopf von Anastomus lamelliger Temm., dem Klaffschnabel. Verkl. ca. 1/2 mal. Orig. nach der Natur.



Abb. 81. Futterplatz einer Anzahl von Queensländer schneckenfressenden Vögeln mit Schneckenschalen von Helix cunninghami, deren jede ca. 5 cm Durchmesser hat. Links der Stein, an dem die Schalen aufgeklopft werden. Beteiligte Vögel: Lachender Hans (Dacelo gigas), Katzenvogel (Aeluroedes viridis) und Pitta strepitans. Nach Jackson.

anatinus Ow.) grundelt mit seinem Entenschnabel im Schlamme der australischen Flüsse nach kleinen Muscheln (Corbicula nepeanensis Less.), die man oft in Mengen in seinen Backentaschen aufgespeichert findet. Es zerknackt sie mit den harten Hornrändern seines Schnabels.

Affen, Halbaffen, Insektenfresser, Beuteltiere fressen gelegentlich Schnecken; das gleiche gilt für kleine Raubtiere wie unseren Fuchs. Sie können sich alle nicht mit den wasserbewohnenden Säugetieren messen. Unter ihnen sind vor allem Robben aus der Familie der Otariiden als Molluskenfresser zu nennen. Das Walroß (Trichechus rosmarus L.) nährt sich ausschließlich von Muscheln, die es mit seinen gewaltigen Stoßzähnen aus dem Schlamm des Bodens herausscharrt. Um auf dem Boden hinreichend lange verweilen zu können, muß das Tier durch die Schwere seiner Knochen unterstützt werden, die ganz auffallend schwerer sind als die Knochen anderer Seesäugetiere, vor allem der pelagischen Wale. Die Pelzrobbe, der fur-seal der Amerikaner, (Callorhinus ursinus (Pér.)) der in großen Herden ehemals die Ufer der Pribilofinseln bevölkerte, lebt nur von Cephalopoden, und zwar vorwiegend von einer Loligoart, die in großen Schwärmen die nördlichen Teile des Stillen Ozeans bewohnt.

Die Zahnwale sind ebenfalls gewandte Verfolger der Cephalopoden; und zwar jagen sie ihnen nicht nur an der Oberfläche des Meeres nach, sondern manche Arten fahnden in den düsteren intermediären Schichten des Ozeans nach den merkwürdigen Tintenfischen, die dort die Finsternis mit ihren Leuchtorganen erhellen. Bizarre und eigenartige Formen, die direkt noch nie in Menschenhand gelangt waren, wurden bei den Fahrten des Fürsten von Monaco im Magen von Zahnwalen entdeckt und waren so weit gut erhalten, daß sie wissenschaftlich untersucht werden konnten. Der Pottwal oder Cachelot (Physeter macrocephalus L.

Abb. 82) hat nur mehr im Unterkiefer Zähne, bei Grampus griseus Cuv. sind nur wenige Zähne an der Spitze des Unterkiefers erhalten, beim Dögling (Hyperoodon rostratus Pontopiddan,) endlich fehlen die Zähne in beiden Kiefern. Ersatz für sie bietet die Verhornung der Kieferränder, mit denen die Cephalopoden zerquetscht werden. Beim Dögling findet man im Magen nicht selten Tausende von Cephalopodenschnäbeln, meist einer Onychoteuthis zugehörig, sowie andere Hartteile von Tintenfischen, wie Augenlinsen und Schulpe. Auch der Weißwal (Delphinapterus leucas Pallas) und der Narwal (Monodon monoceros L.) sind Cephalopodenfresser mit reduziertem Gebiß.

Daß bei den Bartenwalen Pteropoden einen großen Bestandteil ihrer Planktonmahlzeiten ausmachen, brauche ich kaum hervorzuheben. Clio borealis L., das Walfischaas, hat ja seinen Namen daher, daß es sich oft in ungezählten Tausenden im Magen der Wale findet, vor allem beim Grönlandswal (Balaena mysticetus L.).

Es gibt auch Tiere, in deren Ernährung Krustazeen eine sehr wesentliche Rolle spielen. Wenn wir einmal Gelegenheit haben, Plankton aus Meer- oder Süßwasser zu mustern, so werden wir ohne weiteres zugeben, daß viele Planktonfresser vorwiegend von Krebstieren sich ernähren. Im Magen planktonfressender Fische z. B. findet sich oft eine Masse, die nur aus Tausenden von Kopepoden besteht. Das ist der Fall vor allem bei vielen Oberflächenfischen, z. B. beim Hering, den Sardinen usw., ferner auch bei tiefseepelagischen Formen, wie dem eigenartigen Macropharynx. Auch unsere Felchen oder Renken (Arten der Gattung Coregonus) zeigen ihren Magen mit einem oft fast nur aus Kopepoden oder Daphniden bestehenden Planktonfiltrat erfüllt. Auf diese planktonfressenden Formen werden wir später in anderem Zusammenhang näher einzugehen haben.

Viele bodenbewohnende Nesseltiere und Stachelhäuter fressen gelegentlich Krustazeen, ebenso die räuberischen Schnecken. Die Raubanneliden und vor allem die Sagitten, die Pfeilwürmer, können mit ihren kräftigen, hakenförmigen Mundwerkzeugen auffallend große Krebse bewältigen (Abb. 84). Die speziellen Feinde der Krabben und Garneelen sind aber die Tintenfische; sie verfolgen ihre flinken Opfer mit einer überraschenden Geschicklichkeit und wissen sie ebenso im freien Wasser zu erhaschen, als aus Kluften und Spalten hervorzuholen (vgl. Abb. 101 S. 161).

Selbst Krebse sind als Krebsfresser zu nennen; die Süßwassergarneele Palaemonetes varians frißt kleine Entomostraken.

Unter den Fischen gibt es eine ganze Anzahl von Arten, welche ebenfalls mit besonderem Erfolg und mit großer Ausdauer auf größere Krustazeen Jagd machen. Als Krabbenjäger wären da vor allem Rochen zu nennen. Auch Haie (z. B. Scylliorhinus-Arten), Störe und vielerlei Knochenfische jagen sie über dem Grunde und wühlen sie aus dem Schlamm heraus.

Von den luftbewohnenden Tieren sind vor allem Vögel als Krebsfänger anzuführen. Dieselben Arten, welche Muscheln und Schnecken verzehren, verschmähen auch vielfach die an den gleichen Orten wie jene zu findenden Krebse nicht. Das gilt für Eisvögel, Raubvögel und vor allem für zahllose Arten von Stelz-, Wat- und Schwimmvögeln.

Unter den Säugetieren sind nur einige kleinere Raubtiere, vor allem Südamerikas, wie die wilden Hunde Canis cancrivorus und C. azarae und der Krabbenwaschbär (Procyon cancrivorus), welche die dort so zahlreichen Flußkrabben und Garneelen allerdings neben Reptilien, Vögeln, Eiern, Früchten verzehren, ferner von Wassertieren Zahnwale und Robben zu nennen. Bei den Bartenwalen kommen mittelgroße Mysideen und ähnliche Planktonkrebse als wesentliche Bestandteile der Nahrung in Betracht. So hat man

im Magen und Darm des Nordkapers (Eubalaena glacialis Bonn.), des Blauwals (Balaenoptera musculus L. Abb. 83), des Finwals (B. physalus L.), des Seihwals (B. borealis Less.) und des Buckelwals (Megaptera boops fabr.) ungeheure Massen eines zollangen pelagischen Schizopoden (Thysanopoda inermis Kroyer) gefunden, die vielfach zu einem rötlich gefärbten Brei aufgelöst waren. Vor allem beim Blauwal und Seihwal finden sie sich sehr regelmäßig; bei ersterem fand man den ganzen Magen gefüllt und konnte dann bis zu 1200 Liter dieser Tiere feststellen. Wie Kükenthal hervorhebt, ist zwar Thysanopoda ein echter Hochseebewohner; aber im Laufe des Sommers werden die großen Schwärme dieses Tiers regelmäßig mit der Strömung tief in die Fjorde des nördlichen Norwegens, besonders den Varangerfjord hineingepreßt, wohin ihnen dann die Blauwale folgen.

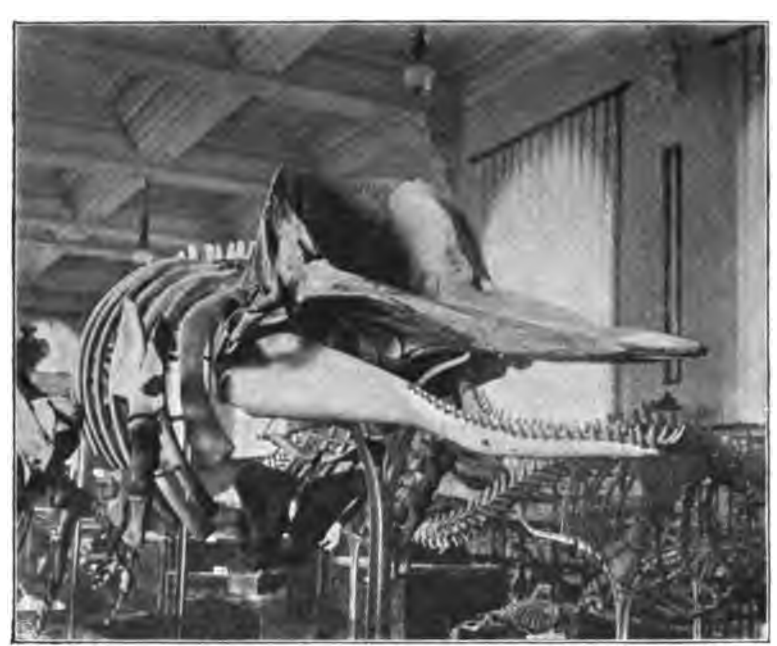


Abb. 82. Skelett von Physeter macrocephalus L, dem Cachelot oder Pottwal. Zu beachten das im Oberkiefer reduzierte Gebiß dieses Cephalopodenfressers. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Ozeanographischen Museum in Monaco. Verkl. ca. 1/25 mal.

Wenden wir uns nun denjenigen Tieren zu, welche sich von den übrigen Gruppen der Arthropoden ernähren, so wollen wir zunächst die Wasserbewohner ins Auge fassen.

Wasserinsekten haben ihre Hauptverfolger in den Fischen; unsere Süßwasserfische, vor allem die Salmoniden, aber auch alle möglichen Weißfische usw., sind unablässig hinter ihnen und vor allem hinter den wasserbewohnenden Insektenlarven her. Die Mengen von Eintagsfliegen-, Libellen- und vor allem Fliegenlarven, welche die Fische bei uns vertilgen, sind unermeßlich. Man kann dies am besten dann erkennen, wenn irgendwo die Fischfauna stark dezimiert worden ist; das merkt man bald an der ungeheuren Zunahme der zur Entwicklung gelangten Insekten. Jeder Aquarienliebhaber weiß, welch begehrtes Nahrungsmittel die roten Larven von Federmücken (Chironomus-Arten) für alle möglichen Aquarienfische darstellen, von der gemeinen Elritze bis zu den seltensten Exoten. Nicht minder intensiv werden die Larven der Schnaken (Culiciden) durch Fische verfolgt; so ist man denn auf die Idee gekommen, an Orten, an denen die Malaria übertragenden Schnaken (Anopheles-Arten) besonders häufig waren, die Tümpel mit gewissen kleinen Fischchen (Cyprinodonten, Barrigudo-Girardinus candimaculatus?, Millionenfisch G. (Poecilia) poeciloides (De Fil.)) zu besetzen, welche die Larven der gefährlichen Fliegen ausrotten sollten. Man hat damit in Westindien und sonstwo in den Tropen sehr gute Erfolge erzielt.

Übrigens sei in diesen Zusammenhang auch darauf hingewiesen, daß räuberische Wasserinsekten und ihre Larven selber gewaltig unter ihren Genossen aufräumen: so Wasser-

käfer (Dytiscidae, Gyrinidae und Hydrophilidae), Wasserwanzen (besonders die Notonecten), ferner Larven von Libellen nnd Eintagsfliegen; auch die Larven von Sialiden, manchen Trichopteren, manchen Chironomiden und Culiciden (Corethra, Mochlonyx etc.) sind Insektenfresser.

Eysell berichtet, daß eine einzige in ein Aquarium eingesetzte Larve eines Wasserkäfers (Acilius sulcatus) in einer Nacht sämtliche in dem Behälter befindlichen 40 Schnakenlarven auffraß. Dempwolff gelang es auf der Gazellenhalbinsel im Bismarckarchipel in den 17 Wassertanks einer Europäeransiedlung durch Einsetzen von Notonecten innerhalb einer Woche sämtliche Culexlarven auszurotten.

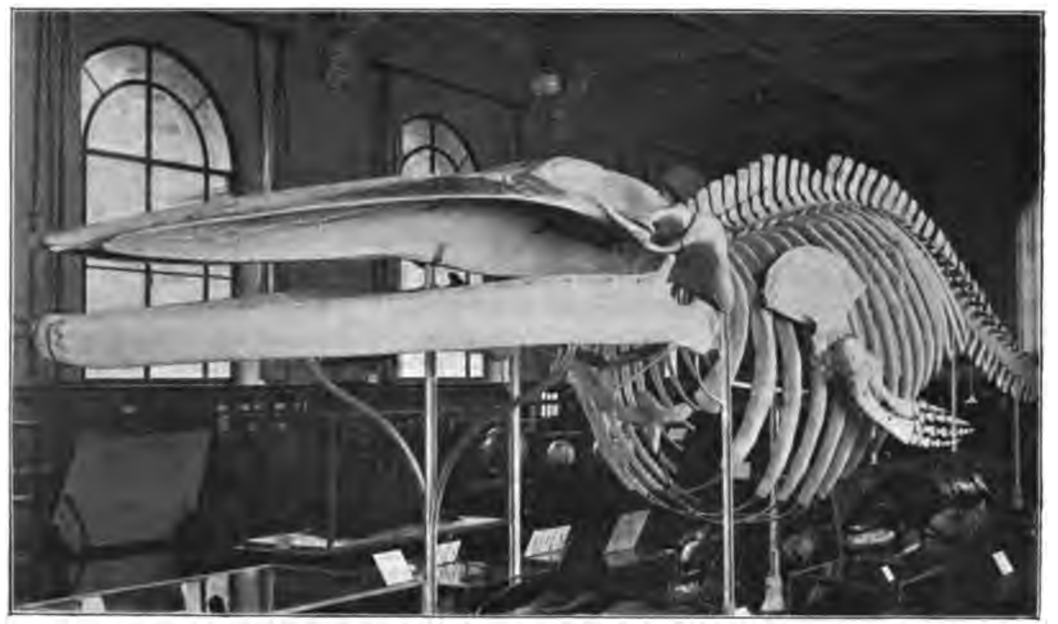


Abb. 83. Skelett des Blauwals (Balaenoptera musculus L.).
Zu beachten die Zahnlosigkeit der Kiefer, die Größe der Mundhöhle. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Ozeanographischen Museum in Monaco. Verkl. ca. 1/30 mal.

Natürlich sind die wichtigsten Feinde der Insekten Luftbewohner, und unter ihnen nehmen die Insekten selber eine hervorragende Stelle ein. Wenn man einmal zugesehen hat, wie die Libellen am Rand eines Teiches eine Fliege, einen Schmetterling, einen Netzflügler nach dem andern erbeuten, so bekommt man einen gewaltigen Respekt vor der Bedeutung, welche diese Tiere für die Zusammensetzung unserer Insektenwelt haben. Im Sommer 1911 ging ich oft abends in der Dämmerung am Rand von Fichtenwäldern in Oberbayern spazieren. Zwischen den Stämmen flogen nicht selten Exemplare einer unserer großen Libellenarten, der Aeschna grandis L. mit dem schwarzen, blau und gelbgrün gefleckten Körper. Als echte Räuber hatten sie jede ihr eigenes Revier, in das sie kein anderes Individuum hineinließen. Das durchschwirrten sie in stolzem Flug, wie Flugmaschinen steif dahingleitend. Von Zeit zu Zeit sah man an jenen trocknen Sommerabenden von einem Busch eine Wolke kleiner Motten sich erheben. Der Räuber brach in die friedliche Schar ein, in stolzem Flug sauste er hin und her, und nach 5 bis 10 Minuten hatte er den ganzen Schwarm verschluckt, 40 bis 60 Stück. Das konnte ich dutzendemal beobachten. Diesem Beispiel aus dem Bereich der niederen Insekten lassen sich noch die Ameisenlöwen, die vielen blattlausvertilgenden Neuropteren, ferner die Raubwanzen anschließen. Von höheren Insekten sind



Abb. 84. Vorderkörper einer Sagitta lyra Krohn, im Moment, da sie einen Amphipoden, Euprimno macropus Guér., verschlingt. Nach Lo Bianco. Aus Steuer Planktonkunde.

vor allem die Laufkäfer (Carabiden) zu nennen, dann unter den Dipteren unter anderen die Asiliden, unter den Hymenopteren besonders die Ameisen, ferner die zahlreichen Formen wie Grabwespen, Schlupfwespen usw., welche in irgendeiner Form ihre Nachkommenschaft mit Insektennahrung versehen. Wir werden von all diesen Formen und ihren Lebensgewohnheiten noch manches zu berichten haben.

Eigenartig spezialistische Insektenverfolger sind die Blattlausfresser. Neuropterenlarven, wie manche Ameisenlöwen, Chrysopa, ferner die Coccinelliden und ihre Larven, die Larven der Schwebfliegen (Syrphus), viele räuberische Insekten in jugendlichem Zustand z. B. die Mantiden ernähren sich ausschließlich von Blattläusen, (Aphididae) z. T. auch von Holzläusen (Psocidae). Letztere werden vor allem auch von den Bücherskorpionen (Chernetidae) verfolgt.

Als gewaltige Insektenvertilger schließen sich überhaupt die Spinnentiere an, vor allem die echten Spinnen, aber auch die Skorpione, Walzenspinnen usw.

Unter den Wirbeltieren sind ganze große Abteilungen ausschließlich auf luftbewohnende Insekten als Nahrung angewiesen. Zwar Fische beziehen nur einen kleinen Teil ihrer Nahrung aus der Luft, wie jene Forellen und Barsche, die über das Wasser springen, um Fliegen usw. zu erhaschen. Dagegen leben die meisten Amphibien im erwachsenen Zustand von Insekten. Die Masse, die täglich auf der Welt von all den Gras-, Wasser-, Busch- und Baumfröschen zusammengefangen wird, muß ganz enorm sein.

Sie finden in den Reptilien erfolgreiche Partner. Die Mehrzahl der Geckonen, Agamen, Varane, Lacertiden usw. ernähren sich von Insekten, die sie mit großer Geschicklichkeit einfangen. Und zwar wissen sie nicht nur die trägen oder an den Boden gefesselten Käfer, Heuschrecken, Schaben usw. zu erbeuten, sondern selbst Schmetterlinge und Libellen. Ich erinnere mich, in den Tropen mehr wie einmal durch das polternde Geräusch geweckt worden zu sein, das es verursachte, wenn ein großer Nachtfalter von einem Gecko überwältigt wurde. Man duldet ja gern in den Tropen ganze Scharen dieser eifrigen Insektenvertilger in den Häusern. Nicht selten findet man übrigens unter blühenden Bäumen den ganzen Boden mit Schmetterlingsflügeln bedeckt, Spuren der räuberischen Tätigkeit von Baumgeckonen, die dort oben hausen. Manche Reptilien leben ausschließlich von Ameisen. Merkwürdigerweise ist das bei zwei Formen der Fall, die sich sehr ähnlich sehen, obwohl sie im System weit voneinander getrennt sind, und die wir daher im I. Bd. S. 76 als Beispiele von Konvergenz anführten und abbildeten: bei der Iguanide Phrynosoma aus Amerika und der Agamide Moloch horridus aus Australien. Manche der schlangenähnlichen Amphisbäniden leben auch von Ameisen und Termiten. Schließlich sei hier eingefügt, daß auch eine Kröte, die mexikanische Rhinophryne, ausschließlich Ameisen frißt.

Die andern Gruppen der Reptilien kommen weniger als Insektenvertilger in Betracht, und doch gibt es selbst unter den Schlangen, die doch fast ausschließlich Wirbeltierfresser sind, Formen, welche auf Insektennahrung angewiesen sind. Als eigenartiges Beispiel erwähne ich hier eine unserer Kreuzotter nahe stehende Form (Vipera macrops Mehely)

der Berge der Herzegowina; man hat dies Tier erst neuerdings unterscheiden gelernt, welches sich ausschließlich von Heuschrecken ernährt und erst dann aus seinem Winterquartier auftaucht, wenn heranwachsende Heuschrecken vorhanden sind.

Die Zahl der insektenfressenden Vögel ist unübersehbar. Gerade die Gruppen, zu denen sie gehören, sind ganz besonders formenreich. Schon im einleitenden Kapitel dieses Bandes konnten wir auf die enorme Bedeutung hinweisen, welche die Vögel für die Bekämpfung der schädlichen Insekten haben.

Ich will nur einige der insektenfressenden Vogelgruppen kurz erwähnen. Die Hühnervögel und Tauben sind fast alle pflanzenfressend, hier und da werden zwar Insekten und ihre Larven genossen, fast stets aber nur als Zusatz zur Hauptnahrung. Auch bei den Schwimmvögeln gibt es wenig ausgesprochene Insektenfresser, dagegen gehören sicher eine größere Zahl von Watvögeln, viele Klettervögel, Singvögel und Raubvögel hierher.

Unter den Watvögeln wären vor allem Störche zu nennen, von denen verschiedene Arten eifrig Insekten fangen. Schillings hat sehr anschaulich geschildert, wie unser einheimischer Storch im Winter auf den Steppen Ostafrikas in ganzen Scharen sich zusammentut, um da in geschlossener Kette die Heuschrecken zusammenzujagen, die dann eifrig aufgepickt werden. Dabei tun die mit den Störchen nahe verwandten Marabus (Leptoptilos crumenifer (Less)) fleißig mit. Unter den Reihern sind die kleinen Formen vorwiegend Kerbtierfresser, die großen nehmen fast alle gelegentlich Insekten; vor allem gilt dies auch für Löffler und Ibisse, ebenso für viele der kleineren Wat- und Stelzvögel, wie Rallen, Brachvögel, Schnepfen, Kampfläufer, Uferläufer, Kiebitze, Regenpfeifer usw. Sie alle fressen allerdings neben Kerbtieren ebenso viele Würmer, Mollusken u. dgl.

Von den Klettervögeln haben wir früher die Papageien als Pflanzenfresser kennen gelernt, immerhin sind einige Ausnahmen zu konstatieren. So fressen der Kakadu Calaptorhynchus banksii (vgl. Abb. 22, S. 56) und die Platycercus-Arten Insektenlarven. Von den übrigen Familien der Klettervögel sind die Kuckucke und die Spechte jedoch ganz ausgesprochenermaßen Kerbtierfresser. Von unserem Kuckuck (Cuculus canorus L.) ist ja hinlänglich bekannt, was er in der Vertilgung von Insekten, vor allem von haarigen Raupen leistet; daher wirkt er, vor allem wo in Forsten Raupenfraß auftritt, als sehr nützlicher Vogel. In allen Weltteilen finden sich Verwandte der Kuckucke, die sich ähnlich ernähren. Verwandt mit ihnen sind die Spähvögel oder Honiganzeiger, die fast nur Hymenopteren und deren Larven fressen. Hinzuweisen wäre hier auch auf die Nachtschwalben, Schwalme, Raken und die vielen tropischen Eisvögel.

Ferner wäre hervorzuheben, daß Schwalben, Turmschwalben, Fliegenschnäpper, Ziegenmelker, Bienenfresser u. a. nur fliegende Insekten fangen.

Die Spechte bieten eine große Mannigfaltigkeit von Formen, die zum Teil in sehr weitgehender Weise an die Ernährung mit Insekten angepaßt sind. Die typischen Formen hacken mit ihren starken Schnäbeln an der Rinde von insektenbefallenen Bäumen, treiben die Kerbtiere so hervor oder hacken ihre Zufluchtsorte auf und fangen sie oder ihre Larven mit ihrer Zunge ein. Nicht selten kann man feststellen, daß sie regelrecht in den unter der Rinde verlaufenden Fraßgängen von Borkenkäfern entlang klopfen, bis sie die Stelle perkutiert haben, an der Käfer oder Larven sitzen, dann öffnen sie durch kräftige Schnabelhiebe die Rinde. Aber auch tief ins Holz hacken sie, um Larven von Bockkäfern, Sesien, Holzwespen usw. zu erlangen. Andere Formen fressen mit Vorliebe Ameisen. Sehr viele Spechte verschmähen auch einen Zusatz von Pflanzenkost nicht (vgl. S. 140).

Im ersten Band S. 335 wurde die Spechtzunge, ihr Bau und ihre Anwendung genau

geschildert. Es ist nun sehr interessant, wie die Zungen und Schnäbel entsprechend der besonderen Art der Insektennahrung verschieden ausgebildet sein können. Bei allen Spechten sind die Speicheldrüsen, die sonst bei den Vögeln schwach entwickelt sind, da sie ja nicht zum Einspeicheln beim Kauen benutzt werden, gut ausgebildet. Nicht etwa, daß die Spechte im Gegensatz zu den anderen Vögeln ihre Nahrung zerkauten; sie schlucken sie ganz herunter. Die Speicheldrüsen produzieren bei ihnen einen zähen Schleim, der die Oberfläche der Zunge klebrig macht. Am meisten ausgebildet sind sie bei den Formen, die sich vorwiegend von Ameisen, Spinnen und freilebenden Insekten ernähren. Diese Formen haben die längsten Zungen. Die höchste Vollkommenheit in dieser Hinsicht wird bei der amerikanischen Gattung Colaptes erreicht, doch bleibt unser Grünspecht (Gecinus viridis L.) nicht weit hinter ihr zurück. Diese längsten Zungentypen sind weit vorstreckbar; sie besitzen am Vorderende an beiden Rändern nur einige wenige Widerhaken, dagegen ist die ganze Oberfläche der Zunge mit zahlreichen, haarfeinen, rückwärts gerichteten Fortsätzen bedeckt, die offenbar dazu dienen, den klebrigen Speichel über eine möglichst große Oberfläche zu verbreiten. Diese Formen fischen geradezu mit ihren Zungen in den Ameisenhaufen nach Beute und ruhen oft nicht eher, bis sie alles Leben in der angegriffenen Ameisenstadt vernichtet haben. Andere Spechte, so die Buntspechte, haben kürzere Zungen, mit Widerhaken an beiden Seiten, die hart und spitz sind und zum Aufspießen und Herausziehen von Larven dienen, die im Holz und unter der Rinde entdeckt wurden. Schließlich sei noch der Zungentypus erwähnt, den der „Saftsauger", der nordamerikanische Specht Sphyrapicus varius, besitzt; er hat eine kurze „Bürstenzunge" mit zahlreichen haarartigen Fortsätzen, die ihm dazu dienen, den ausfließenden Saft von Bäumen aufzupinseln: mit diesem Saft gleichzeitig erbeutet er übrigens zahlreiche Insekten. Die Löcher, aus denen der Saft ausfließt, hat er in merkwürdig regelmäßigen Reihen selbst in die Bäume gehackt, zu denen er immer wieder zurückkehrt. Übrigens schädigen unsere Spechte die Waldbäume nicht selten zu dem nämlichen Zweck, indem sie sie „ringeln"; d. h. sie hacken sie immer wieder an den gleichen Stellen zur Saftgewinnung an, so daß durch das Heilungswachstum am Baum ringförmige Wucherungen entstehen.

In diesem Zusammenhang sei auch der Formicariiden gedacht, südamerikanischer Vögel, die man vielfach in der Nähe der großen Wanderzüge der Wanderameisen (Dorylinen) antrifft. Die scheuen Tiere sind dann so gierig, daß man sie leicht beobachten und erbeuten kann. Aber sie stellen nicht, wie man früher glaubte, den Ameisen nach, sondern den Insekten, die vor den Ameisen fliehen. Die Dorylinen sind nämlich gefürchtete Feinde aller Insekten; wo sie durch ein Haus durchgewandert sind, da gibt es kein Ungeziefer mehr. Vor ihren Wanderzügen staut sich das Heer der Flüchtlinge: der Heuschrecken, der Käfer, Raupen usw., die eine leichte Beute der Formicariiden werden.

Sonst finden sich unter den Sperlingsvögeln und ihren Verwandten alle Stufen der Anpassung an die Insektennahrung. Da wären die zartschnäbligen Sylvien, also die Verwandten unserer Nachtigall, der Grasmücken, Laubsänger, ferner Blau- und Rotkehlchen zu nennen; dann die Bachstelzen, Baumläufer, Pieper, Fliegenschnäpper und viele andere. Auch die Schwalben, Segler und Ziegenmelker brauche ich kaum zu erwähnen. Vor allem wären hier die Würger hervorzuheben, welche mit ihren kräftigen Schnäbeln auch große Käfer bewältigen. Der Neuntöter ist ja im Volksmund wohl bekannt durch seine eigenartige Gewohnheit, größere Insekten an Dornen aufzuspießen und sie dann der Reihe nach in Stückchen zu zerhacken und so aufzufressen. In der Gegend von München konnte man in den Forsten nicht selten ganze Reihen ihrer Opfer an den Stacheldrähten der Umzäunungen aufgenadelt finden. Die Würger vertilgen auch andere Tiere, vor allem werden



Abb. 85.
Großer Bienenfresser (Merops philippinus L.).
Auf einem dürren Ast lauernd. 1/2 der nat. Größe.
Aus Doflein, Ostasienfahrt.

sie den Nestjungen anderer Singvögel gefährlich.

Viele Singvögel sind übrigens omnivor; ich erinnere nur an die Meisen, die im Sommer hinter allem kleinen Insektenvolk her sind und sich im Winter vorwiegend von Körnern ernähren. So sind auch die Rabenvögel, die Krähen, die Häher usw. als Allesfresser zu bezeichnen (vgl. S. 84).

Schließlich sei noch der Raubvögel gedacht, von denen unsere kleineren und mittleren Tagraubvögel ja fast alle reichlich Insekten fangen. Der Wespenbussard hat daher sogar seinen Namen; von den Turmfalken, Rötelfalken, Mäusebussarden ist es längst bekannt, daß ein erheblicher Teil ihrer Nahrung aus Insekten besteht. Der Abendfalke (Falco vespertinus L.) ist sogar ein ausgesprochener Insektenfresser. Die neueren sorgfältigen Mageninhaltuntersuchungen von Rörig, Leisewitz u. a. haben gezeigt, daß sich bei Falken, kleinen Adlern, Schlangenadlern, Bussarden gelegentlich oder regelmäßig Insektenreste nachweisen lassen. Ähnliches gilt für die Eulen; so gibt Pycraft an, daß bei Asio brachyotus oft der ganze Magen voller Mistkäfer (Geotrupes vernalis) sei.

Unter den Säugetieren besteht ja bekanntlich die ganze Ordnung der Insektenfresser aus Formen, die sich fast ausschließlich von Kerbtieren ernähren. Das gleiche gilt für die Kleinfledermäuse. In vielen der übrigen Säugetierordnungen gibt es wenigstens vereinzelte Insektenfresser. So unter den Beuteltieren eine ganze Anzahl, wie Phascologale, ferner die sogenannten Beutelspitzmäuse (Antechinomys, Sminthopsis) und der eigenartige Beutelmoll (Notoryctes), der unterirdisch auf Insektenlarven Jagd macht, in jeder Beziehung dem Maulwurf vergleichbar. Selbst unter den Nagetieren die sonst ja fast ausschließlich Pflanzen-

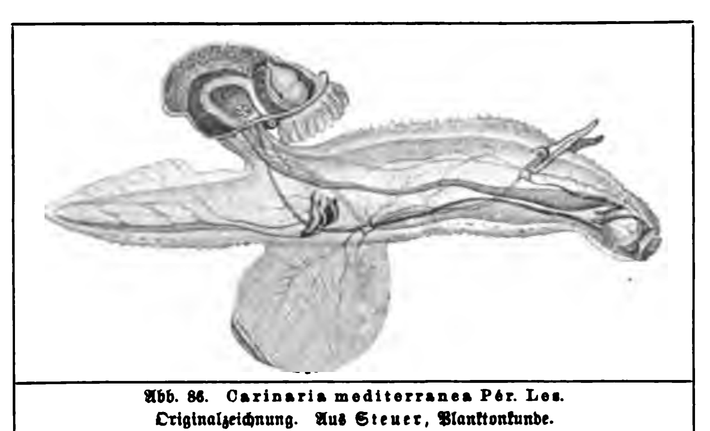


Abb. 86. Carinaria mediterranea Pér. Les. Originalzeichnung. Aus Steuer, Planktonkunde.

fresser sind, gibt es einige insektenfressende Formen, wie die Waldmühlmaus (vgl. S. 53), Hydromys u. a. Daß viele kleine Raubtiere Insekten fangen, ist ja wohl bekannt, so Füchse, kleine Bärenarten usw.; Halbaffen, Krallenäffchen und zahlreiche Baumaffen der neuen und alten Welt fangen mindestens als Zutat zu ihren Mahlzeiten Mengen von Insekten ein.

Eine besondere Stellung unter den insektenfressenden Säugetieren nehmen aber diejenigen Formen ein, die den staatenbildenden Ameisen und Termiten nachstellen. Als solche wären zu nennen der Ameisenigel (Echidna hystrix und die verwandten Arten), der Ameisenbeutler (Myrmecobius fasciatus), dann die Edentaten: das Erdferkel (Orycteropus), die Ameisenbären (Myrmecophaga), die Gürteltiere (Tatusia) und die Schuppentiere (Manis). Zu erwähnen wäre auch das eigentümliche Raubtier, welches meist in der Nähe der Viverren eingeordnet wird, Proteles. Sie alle, denen beim Ausplündern der Nester der Ameisen und besonders der Termiten Mengen der relativ weichen Körper dieser Tiere zur Verfügung stehen, entbehren eines komplizierten Gebisses. Ja vielfach, wie bei den Zahnarmen, sind die Zähne stark rückgebildet. Ihre Stelle übernehmen harte und verhornte Kieferränder, Gaumenfalten oder wie bei den Schuppentieren der Gattung Manis besondere Zerreibungsorgane, welche als harte Leisten die Magenwand verstärken. Da werden dann die hastig verschluckten Kerbtiere erst im Innern des Körpers nachträglich zermahlen.

Diesen Spezialisten dient als Fangorgan ihre besonders angepaßte Zunge. Ameisenigel, Erdferkel, Ameisenbär, Schuppentier u. a. besitzen eine lange wurmförmige Zunge und produzieren aus ihren mächtig entwickelten Speicheldrüsen einen klebrigen Saft. So dient ihnen die Zunge, welche tief in die Gänge und Galerien der Termitenbauten versenkt werden kann, in ähnlicher Weise als Fangapparat, wie wir das oben von den Zungen der Spechte erfahren haben. Bei vielen von ihnen ist auch der Kopf verschmälert, fast schnabelartig ausgezogen, so daß er in enge Gänge der Termitenhaufen hineingesteckt werden kann.

Wir gelangen nunmehr zur Besprechung der Fischfresser, naturgemäß finden sich solche vor allem unter den Wassertieren. Und da können wir mit Überraschung konstatieren, daß vielfach zarte, schwache [und langsame Tiere durch besondere Hilfsmittel instand gesetzt werden, sich der kräftigen und behenden Fische zu bemächtigen. So fangen Medusen, Aktinien und andere Nesseltiere Fische und Fischbrut ein, die sie mit Hilfe ihrer langen klebrigen Tentakel fangen und mit den Nesselkapseln betäuben. An der amerikanischen Nordostküste hat man in neuester Zeit festgestellt, daß die zarten, fast nur aus Gallerte bestehenden Rippenquallen aus der Gattung Beroë dem Fischfang erheblich Abbruch tun, indem sie ungeheure Mengen von Jungfischen einfangen. Seesterne und Seeigel, ja selbst Schnecken und Ringelwürmer erbeuten und fressen Fische. Die pelagische Schnecke Carinaria (Abb. 86) fängt und frißt nicht selten Fische, die so groß oder größer sind als sie selbst. Eine Anzahl Krustaceen sind auch Fischräuber, so die Heuschreckenkrebse (z. B. Squilla mantis Rond.), welche mit ihren furchtbaren Raubfüßen selbst größere Fische wie in einer Falle

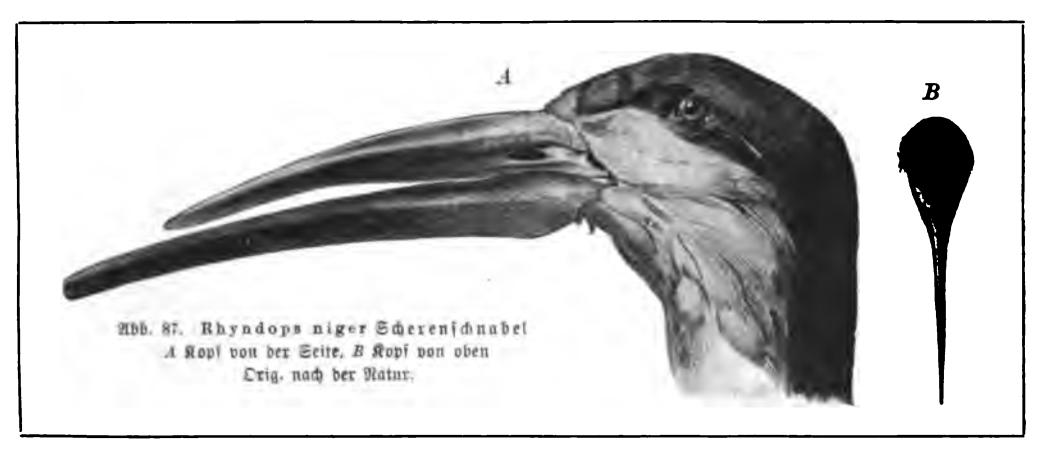


Abb. 87. Rhyndops niger Scherenschnabel
A Kopf von der Seite, B Kopf von oben
Orig. nach der Natur.

fangen. Im Süßwasser sind räuberische Wasserinsekten: Wasserkäfer, Wasserwanzen, Libellenlarven usw. gefährliche Fischfeinde.

Die schlimmsten Verfolger der Fische sind aber die Fische selber, untereinander können sie sich mit ebenbürtigen Waffen bekämpfen. Die Zahl der fischfressenden Raubfischarten ist unendlich: Von unsern Lachsen, Welsen, Hechten, Zandern bis zu den gewaltigen Thunfischen und Haien des Meeres. Auch die Schellfische und Dorsche ernähren sich von kleineren Fischen, vor allem Heringen, Sardinen, Sardellen usw. Gewaltige Fischvertilger sind auch die Tiefseebewohner mit dem langgeschlitzten, durch einen Wald scharfer langer Zähne bewehrten Maul, so die Stomiatiden, Lophiiden usw.

Bei einigen Arten nimmt nach Chun das Maul über dreiviertel des Körpers ein; „der ganze Fisch erscheint zu einem Rachen umgewandelt, dessen übermäßig lang entwickelte Zähne bald wie eine Reuse, bald wie Widerhaken ein Entgleiten der gefaßten Beute verhüten.“ Manche von ihnen können Fische verschlucken, die sie selbst an Größe übertreffen oder eine solche Anzahl von Opfern in ihrem Magen ansammeln, daß ihre Bauchwand in Form eines gewaltigen Bruchsacks vorgetrieben wird.

Im Süßwasser der Tropen spielen die Krokodile als Fischvertilger eine sehr große Rolle; sie ernähren sich alle vorwiegend von Fischen, vor allem die Gaviale und Alligatoren, wenn auch manchmal ein großes Krokodil oder ein Kaiman ein Säugetier erwischt. Süßwasser- und Meeresschildkröten nähren sich von Fischen. Ebenso die Seeschlangen und manche Süßwasserschlangen, wie die Warzenschlange. Auch die Ringelnatter fängt sehr gern Fische.

Eine Unmenge von Vogelarten nährt sich von Fischen, die sie mit den verschiedensten Methoden zu erbeuten verstehen. Die Fischadler (Pandion) schweben über den Gewässern, stoßen auf die Fische herab und suchen sie mit den Krallen herauszuheben. Nicht selten suchen sie eine zu schwere Beute zu fassen z. B. einen Stör, dessen gewaltiges Gewicht sie nicht zu heben vermögen, und der sie wohl unter das Wasser zieht und ertränkt. Störche, Reiher, Rohrdommeln stelzen im seichten Wasser umher und erfassen die Fische mit ihren langen Schnäbeln. Pelikane und Möwen fangen Fische während des Schwimmens. Säger, Tölpel, Kormorane, Schlangenhalsvögel, Tropikvögel und vor allem Taucher (Colymbus), Alken und Pinguine verfolgen ihre schlüpfrige Beute auch unter dem Wasser im Tauchen. Ganz verschiedene Schnabeltypen helfen ihnen das gleiche Ziel erreichen. Die gezähnten Schnäbel der Säger, die hakenförmig an der Spitze umgebogenen von Fregattvögeln, Schlangenhalsvögeln usw. arbeiten nach einem ähnlichen Prinzip, wie es später für Rep-



Abb. 88. Eine Mussurama (Rhachidelus brazili Blgr.) würgt eine Jararaca (Trigonocephalus jararaca Dum. und Bibr.).

tilien und Säugetiere geschildert werden soll (S. 155). Bei Störchen und Eisvögeln gleichen die Schnäbel gewaltigen Pinzetten, zum Teil fast Schöpfkellen. Es ist merkwürdig, daß bei Störchen wie bei Eisvögeln die Schnäbel je ihre gewaltigste Ausbildung in kahnförmigen Bildungen erreichen, wie sie bei dem Schuhschnabel des Sudan (Balaeniceps rex) und den schuhschnäbligen Königsfischern Neuguineas (Clytoceyx rex) uns entgegentreten. Wahre Schöpfeimer sind die Schnäbel der Pelikane. Bei den tauchenden Vögeln finden wir vielfach sehr weit sich öffnende Schnäbel. Beim Scherenschnabel Rhyndops niger (Abb. 87) steht der dünne, blattförmige Unterschnabel über den Oberschnabel vor. Der Vogel fliegt nahe über der Oberfläche des Wassers hin, indem er den Unterschnabel eintauchen läßt. Gerät er in die an der Oberfläche schwimmenden Scharen von Jungfischen, so faßt er sie wie mit einer Schere.

Es gibt eine große Anzahl von fischfressenden Säugetieren, und zwar selbst in Gruppen, in denen man sie nicht suchen sollte. So ist die von dem Afrikareisenden Duchaillu in Gabun entdeckte, aber auch in Kamerun und in den umgebenden Ländern verbreitete Fischotterspitzmaus (Potamogale) ein äußerst gewandter Fischfänger. Wenn man es recht überlegt, muß man sich eher wundern, daß es nicht mehr Fischfänger unter den Insektenfressern gibt; denn die feine Stachelreihe ihres Gebisses muß zum Festhalten der Fische außerordentlich geeignet sein. So ist es schließlich auch nicht verwunderlich, wenn unter den Fledermäusen Fischfänger sich finden. Das ist der Fall in der südamerikanischen Gattung Noctilio, welche von der Oberfläche der Flüsse mit Gewandtheit die kleinen Fische aufschnappt, welche ihre einzige Nahrung zu bilden scheinen.

Unter den Nagern wird von einigen wasserbewohnenden Formen auch Fischfang angegeben, so von den Gattungen Ichthyomys und Hydromys.

Die landbewohnenden Raubtiere fangen gelegentlich Fische. Außer Seesäugetieren bilden Fische einen wesentlichen Bestandteil der Nahrung der Eisbären. Von Katzenarten und Füchsen ist es bekannt, daß sie zum Teil mit großer Geschicklichkeit Fische aus

dem Wasser herauszuholen verstehen. Eine kleine Gruppe von Raubtieren, die Fischottern und ihre Verwandten, leben überhaupt vorwiegend im Wasser und ernähren sich von Fischen. Sie sind in der alten und neuen Welt durch eine ganze Anzahl von Arten vertreten. Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, daß ein großer Teil der Robben und Seehunde Fischkost genießt. Die Otariiden und Phociden sind durch ihr scharfes, aus dreieckig zugespitzten Zähnen bestehendes Gebiß und durch ihre Zunge, welche mit harten nach hinten gerichteten Hornpapillen bedeckt ist, zum Festhalten der schlüpfrigen Fische ganz besonders gut ausgerüstet.

Die typischsten Fischfängergebisse treten uns bei den Zahnwalen, unter ihnen vor allem bei den Delphinen entgegen. Der Braunfisch (Phocaena) ist als Verfolger der Heringe bei den Fischern bekannt. Auch die Bartenwale leben z. T. von kleinen Fischen.

Je höher wir die Reihe der Wirbeltiere aufwärts verfolgen, um so mehr finden wir, daß sie ausschließlich oder fast ausschließlich nur mehr Wirbeltieren zum Opfer fallen. Amphibien werden, vor allem im Wasser, wohl von Insekten, gelegentlich sogar von Spinnen verfolgt; viele Kaulquappen, mancher Molch fällt Wasserkäfern oder Libellenlarven zum Opfer. Weitere wasserbewohnende Feinde sind Fische und die eigenen Klassengenossen, so ist der große amerikanische Wassermolch Necturus ein eifriger Froschfänger. Auch landbewohnende Amphibien zählen unter ihre Verfolger; der amerikanische Ochsenfrosch lebt hauptsächlich von kleineren Froscharten. Die gefährlichsten Feinde der Amphibien sind aber Reptilien und Vögel. Wie unsere Ringelnatter so machen zahllose ungiftige und giftige Schlangen aller Weltteile auf Amphibien, vor allem auf die Froschlurche Jagd.

Unter den Vögeln kommen als Froschfänger besonders Störche, Reiher und Eisvögel in Betracht, unter den Säugetieren einige kleinere Raubtiere, wie die Füchse und der Nörz.

Auch die Reptilien haben ihre Feinde vorwiegend unter den höchststehenden Tieren. Zwar fällt wohl hier und da in den Tropen eine Eidechse einer großen Vogelspinne oder einem riesigen Scolopender zum Opfer, das sind aber Ausnahmefälle. Die gefährlichsten



Abb. 89. Die wenig giftige Mussurama (Rhachidelus brazili Blgr.) hat eine Jararaca (Trigonocephalus jararaca D. und B.) getötet und verschlingt sie.

Feinde der Eidechsen und Schlangen sind sicherlich Reptilien selber, vor allem Schlangen. Viele unter diesen sind so ausgesprochene Spezialisten, so daß sie auch in der Gefangenschaft nur mit Schlangen, andere mit Eidechsen ernährt werden können. Nicht selten sind es giftige Schlangen, welche ungiftige verfolgen. Die Bungarus-Arten werden in Südasien als Königskobra bezeichnet, weil sie nicht nur harmlose Schlangen wie die Rattenschlange (Zamenis mucosus D u. B.) frißt, sondern auch Individuen ihrer eigenen Art, gewöhnliche Kobras und die gefährliche Vipera russelli überwältigt. Es sind aber auch harmlose Schlangen als Vertilger ihresgleichen bekannt, wie Coronella gedula. Ja manche ungiftige oder schwach giftige (opisthoglykhe) Schlangen vermögen selbst sehr giftige Arten zu überwältigen; die brasilianische Mussurama (Rhachidelus brazili Blgr.) tötet und frißt die giftige, gefürchtete Jararaca (Trigonocephalus jararaca D u. B.) (vgl. Abb. 88 u. 89). Unter den Vögeln kommen als Reptilienfresser zunächst Raubvögel in Betracht, wie unser Mäusebussard, aber auch viele Stelzvögel, welche gern Eidechsen und Schlangen fangen. Die Geier der neuen Welt zeigen vielfach eine ausgesprochene Vorliebe für Schlangen. Sehr bekannt ist ferner der Sekretär oder Schlangenadler, der allerhand Kriechtiere, darunter die gefährlichsten Giftschlangen Südafrikas bekämpft, überwältigt und auffrißt. Auch der Schlangenadler Südeuropas (Circaëtus gallicus Vieill.), ferner die Gaukler, Schreiadler fressen Kriechtiere. Eifrige Reptilienvertilger sind schließlich Störche, Reiher, andere Stelzvögel und in den Tropen die größeren Eisvogelarten und Königsfischer. Steinadler und Lämmergeier werden der hartgepanzerten Schildkröten dadurch Herr, daß sie mit ihnen hoch in die Luft fliegen, sie auf einen Stein herabfallen lassen und in zerschelltem Zustand ausfressen.

Auch unter den Säugetieren gibt es eine ganze Anzahl von Arten, welche eine besondere Vorliebe für Reptilien an den Tag legen. Wir haben schon in der Einleitung dieses Bandes besprochen, wie in manchen Gegenden die Ichneumons oder Mungos unter den Reptilien aufräumen. In Indien werden sie ja sogar als Haustiere gehalten, um das Haus und seine Umgebung vor Schlangen zu säubern. Es ist gut bekannt, daß Igel und Schweine mit großem Erfolg hinter den Schlangen her sind. Auch sonst finden sich unter den Säugetieren einzelne Formen, die Reptilien, vor allem Eidechsen fressen, so Halbaffen (z. B. Tarsius spectrum Geoffr.), ferner wären hier unter den Affen die Paviane zu erwähnen.

Es liegt auf der Hand, daß gerade die **Vögel** ihre gefährlichsten Feinde unter ihresgleichen finden müssen; doch gilt dies nicht durchaus, denn nicht wenige nicht fliegende Tiere sind imstande, durch große Gewandtheit oder durch besondere Listen sich der leichtbeschwingten Beute zu bemächtigen.

Am meisten sind die Vögel natürlich ihren Verfolgern ausgesetzt, solange sie im Nest als unbeholfene junge Tiere verweilen. Da können sie sogar wirbellosen Tieren zum Opfer fallen, wie z. B. Krebsen. Zahlreiche Krebsarten, die aufs Land gehen, tun dies besonders auf jenen flachen Klippeninseln, welche die bevorzugten Brutplätze der Seevögel sind. **Alcock**, der verdiente Erforscher der ostindischen Meere, hat auf den Laccadiven beobachtet, daß die landbewohnenden Einsiedlerkrebse aus der Gattung Coenobita (C. rugosus Fabr.) und die Sandkrabben (Ocypode ceratophthalma Hbst.) die jungen Seeschwalben aus den zahllosen Nestern der Brutkolonien töteten und verspeisten. Grapsus strigosus L., eine große bunte Krabbe, welche viel auf dem trocknen Land herumläuft, wurde von Moseley während der Challengerexpedition auf St. Paul dabei erwischt, wie sie junge Seeschwalben überwältigte, während die jungen Tölpel (Sula) und Noddies (Anous) sich mit Schnabelhieben ihrer zu erwehren wußten. Sonst spielen als Nesträuber die wichtigste Rolle Schlangen, Vögel und Säugetiere. Es sind manchmal dieselben Formen, die wir noch als Eierfresser

kennen lernen werden, die sich auch an den jungen Vögeln vergreifen. Die wehrlosen jungen Tiere verführen manchen Insektenfresser, ja sogar manchen Obstfresser, sich ihrer gelegentlich als Leckerbissen zu bedienen. Es ist vielfach beobachtet worden, daß die Nester der großen Brutkolonien von Kormoranen, kleinerer Möwenarten, von Seeschwalben, Pinguinen usw. von großen Möwen, Raubmöwen (Skuas) und Ibissen geplündert werden, welche Eier und junge Brutvögel ohne Wahl vertilgen. Wochenlang halten sie sich in der Nähe der Vogelberge und Brutinseln auf und leben nur von Nestraub.

Dasselbe Tier, welches im Nest raubt, weiß auch oft die Eltern, die angstvoll ihre Brut zu verteidigen suchen, zu überwältigen. Es ist hier die Stelle, die großen Vogelspinnen (Mygaliden) Amerikas zu erwähnen, deren Größe und phantastische Erscheinung immer wieder die Aufmerksamkeit der Reisenden und Kolonisten auf sie gelenkt haben. Es steht fest, daß manche Arten als Hauptnahrung große Insektenformen verzehren: Käfer, Heuschrecken usw. Gelegentlich werden sie kleine Vögel und deren Nestlinge überwältigen. Daß sie dies können, darüber werden wir nicht im Zweifel sein, wenn wir ihre mächtigen Beißorgane studieren. Auch haben so erfahrene Naturforscher wie Bates sie am Amazonenstrom beim Vogelraub beobachtet. Daß aber so wenige authentische Beobachtungen über den Fang von Vögeln durch diese allerdings nächtlichen Tiere vorliegen, scheint darauf hinzuweisen, daß sie diese Art von Nahrung nur gelegentlich zu sich nehmen.

Daß viele Schlangen, vor allem Baumschlangen der Tropen, sich von Vögeln ernähren, ist eine bekannte Tatsache; sie hat sogar zu einer interessanten wissenschaftlichen Fabel geführt, deren tatsächlicher Hintergrund erst neuerdings seine Deutung erfahren hat. Es ist oft beobachtet worden, daß Vögel bei der Annäherung einer Schlange, statt wegzufliegen, wie gebannt sitzen blieben, beim Nest oder sonstwo in der Natur, wo sie von der Schlange überrascht wurden. Man führte dies auf eine Art von hypnotisierendem Einfluß zurück, der von den schimmernden Augen der Schlange, von dem Glanz ihrer Haut, von den gleichmäßigen, wiegenden Bewegungen ihres Kopfes und Vorderkörpers ausgehen sollte. Wie viel ist über diese „magische Fähigkeit" der Schlangen geschrieben und geheimnißt worden. Der Anblick der Schlange sollte nach anderen den Vogel vor Schrecken erstarren machen. Untersuchungen, welche neuerdings im Londoner Zoologischen Garten ausgeführt worden sind, haben zu einem ganz anderen Resultat geführt. Keine Tierart, mit Ausnahme der Affen, erkennt die Schlangen als etwas zu Fürchtendes und gibt Zeichen des Schreckens bei ihrem Anblick. Sehr viele Tiere, vor allem kleine Säugetiere und Vögel, zeigen aber beim Herannahen eines auffallenden Gegenstands Aufmerksamkeit, selbst etwas, was man Neugier nennen könnte. Bewegt sich der Gegenstand langsam, bedächtig und leise, so beobachten sie ihn mit gespannter Aufmerksamkeit, aber ohne sich zu bewegen. Erfolgt eine plötzliche, schnelle Bewegung, so fliehen sie sofort. Sie benehmen sich so, einerlei, ob sich der Kopf einer Schlange, ein Band oder ein menschlicher Finger langsam vor ihnen hin und her wiegt. Stürzt sich nun die Schlange im richtigen Moment rasch auf ihr Opfer, so hat sie es gefangen. Sie braucht dazu keine Zauberei, sondern sie verfährt nach den natürlichen Fähigkeiten ihres Körperbaues und ihrer Instinkte.

Viele Vögel, welche vorwiegend von Amphibien, Reptilien u. dgl. leben, fangen gelegentlich junge und erwachsene, vor allem kleinere Vögel. Das gilt auch von Vogelarten, die sich in der Hauptsache von Insekten oder von gemischter Kost ernähren. Charakteristische Beispiele hierfür aus unserer einheimischen Fauna sind Raben und Krähen, Dohlen, Elstern, Häher, Neuntöter usw. Auch von großen Möwen ist bekannt, daß sie neben Fischen auch Seevögel, ja selbst Angehörige ihrer eigenen Art verzehren. Ausgesprochene Vogelfänger

sind aber vor allem unsere Tagraubvögel. Zwar sind nur wenige von ihnen ausschließlich Vogelfresser, fast alle nehmen auch andere kleine Wirbeltiere, ja selbst Insekten daneben an. Der nordische Jagdfalke nährt sich im Sommer vorwiegend von Seevögeln, im Winter von Schneehühnern, die Baumfalken von kleinen Vögeln, unter denen Lerchen und Schwalben eine Hauptrolle spielen. Die Wanderfalken sind die gefürchteten Feinde von Tauben, Rebhühnern, Dohlen, Krähen, Kiebitzen. Auch die Sperber jagen fast ausschließlich kleine Vögel.

Die großen Tagraubvögel sind alle geschickte Vogeljäger; doch spielen bei ihnen Säugetiere als Nahrung eine mindestens ebenso wichtige Rolle. Steinadler jagen auf alle kleinen und mittelgroßen Säugetiere und alle Vögel. Ähnlich leben die Weißkopfseeadler, welche oft bei der Erbeutung von Enten, Alken, Schwänen, Reihern beobachtet worden sind, sich aber auch auf Fische stürzen, selbst auf so große Tiere wie Störe und im Meere gar auf große Seesäugetiere wie die Delphine. Die Rohrweihen jagen vorzugsweise auf Wasser- und Sumpfvögel.

Unter den Säugetieren vermögen nicht viele sich der Vögel zu bemächtigen. Doch gibt es unter ihnen viele Nesträuber, von den Eichhörnchen und Mardern bis zu den Lemuren und Affen. Füchse und andere kleine Raubtiere wissen Gänse, Enten, Hühner zu überlisten oder überfallen sie nachts im Schlaf, wie Marder, Wiesel, Zobel.

Leoparden, Pumas und Jaguare fallen gelegentlich größere Vögel (Strauße, Tinamus usw.) an, und vom Tiger wird berichtet, daß er mit einer gewissen Vorliebe die balzenden Männchen der wilden Pfauen und Argusfasanen beschleiche.

Schließlich sei hier auf jene Tiere hingewiesen, welche mit besonderer Vorliebe die beschalten, in Nestern oder Verstecken abgelegten Eier von Reptilien und Vögeln fressen und zum Teil aus dieser Ernährungsweise sogar eine ausgesprochene Spezialität gemacht haben. Es sind vielfach dieselben Tiere, welche die Eier von Reptilien und von Vögeln rauben. Speziell die in großen Haufen abgelegten und sich selbst überlassenen Eier der Krokodile sind viel begehrt. Sie werden vor allem von Geiern (Cathartes) und Ichneumonen gefressen. Vogeleier werden von allen möglichen Reptilien gesucht. Eidechsen, Varane, Laguane, auch die giftige Eidechse (Heloderma horridum Wiegm.) nehmen gern Vogeleier. Das gleiche gilt für viele Schlangen, z. B. Coluber-Arten. Vor allem wären hier aber jene eigenartigen Schlangen aus der afrikanischen Gattung Dasypeltis zu erwähnen, welche die Vogeleier, die an Größe ihren Kopf oft bei weitem übertreffen, ganz hinunterschlucken, um sie erst „unterwegs“ zu zerknacken. Die vordersten Körperwirbel dieser Schlangen besitzen nämlich ventrale Fortsätze, die zahnartig in einer Längsreihe in den Vorderdarm hineinragen. Wenn das Ei beim Schluckakt bei ihnen angelangt ist, wird es durch Muskeldruck an sie angepreßt und so geöffnet. Die leere Kalkschale wird dann wieder ausgespien.

Viele Vögel plündern die Gelege ihrer eigenen geflügelten Brüder: Kormorane, Pinguine sollen regelmäßig die Nester der Brutkolonien überfallen. Von Raben, Krähen und anderen Vögeln des Binnenlandes sind ähnliche Untaten längst bekannt. Unter den Säugetieren sind als regelmäßige oder gelegentliche Liebhaber von Vogeleiern vor allem Eichhörnchen, Ichneumonen, Lemuriden, Affen sowie verwilderte Hausschweine zu nennen.

Einige derjenigen Wirbellosen, von denen oben berichtet wurde, daß sie Vögel fressen, können gelegentlich auch ein kleines Säugetier überwältigen, so Vogelspinnen und Krabben. Aber gewöhnlich ist eine größere Gewandtheit, Körperkraft und Intelligenz erforderlich, um der höchststehenden unter den Tieren Herr zu werden. Es sind fast nur Wirbeltiere, die Säugetiere zu besiegen vermögen, und auch die niederen Wirbeltiere sind durch wenige Säugetierfresser vertreten. Die Fische haben ja nur wenig Gelegenheit, Säugetieren zu

begegnen; manchmal fallen schwimmende Säugetiere räuberischen Fischen zur Beute, doch handelt es sich da stets um Fische, welche jede Art von Fleischkost annehmen. Ich erinnere z. B. an die kleinen, ungeheuer gefräßigen Karibenfische, Serrasalmo-Arten (vgl. Abb. 90) der südamerikanischen Flüsse, z. B. die Piranhas des Amazonasgebiets. Über letztere schreibt ein moderner Beobachter, L. Müller:

„Besonders reich ist der mittlere und obere Arary an ‚Piranhas' (Serrasalmo), und es spielt wohl kaum ein Fisch eine solche Rolle wie die relativ kleinen Sägesalmler, die ja bekanntlich jedes lebende Wesen, das in den Fluß fällt oder dort badet, in Scharen angreifen und ihm mit ihrem scharfen, wie Kneipzangen wirkenden Gebiß kleine Stücke Fleisches vom Körper abreißen. An manchen Stellen des Arary treten sie so massenhaft auf, daß



Abb. 90. Der Piranha Serrasalmo piranha Ag. Verkl. ⅔ mal. Orig. nach der Natur.

es unmöglich ist, dort zu baden. Große Stücke Krokodilfleisch, die wir beim Präparieren dieser großen Saurier ins Wasser warfen, wurden im Handumdrehen von diesen gefräßigen Tieren aufgezehrt, und auf einer Fazenda am oberen Arary erzählte mir ein Vacqueiro, daß sein Vater während einer Fahrt auf dem Araryſee aus dem Boot gefallen und von den dort ebenfalls massenhaft vorkommenden Piranhas, noch ehe ihm seine Gefährten zu Hilfe kommen konnten, buchstäblich bei lebendigem Leibe skelettiert worden sei."

Alle Reisenden wissen ähnliches zu berichten von diesen gefräßigen Raubtieren, welche Fische, Schildkröten, Krokodile, Wasservögel, ja selbst Rinder, Pferde, Tapire, Hunde, Menschen durch ihre vereinigte Kraft zu überwältigen vermögen. Indem sie ihren Opfern Fetzen aus den Weichteilen herausreißen, führen sie solchen Blutverlust herbei, daß die Entkräftung sie ihnen ausliefert.

Große Amphibien, wie Ochsenfrösche und die Kröte Ceratophrys, verschlucken nicht selten kleine Mäuse. Unter den Reptilien kommen außer den Krokodilen, welche gelegentlich einmal ein Säugetier fressen, vor allem die Schlangen in Betracht, von denen viele ausschließlich von Säugetieren leben. Ihre körperliche Gewandtheit, die Form ihres Gebisses, das zudem noch durch Giftdrüsen in vielen Fällen an Furchtbarkeit gewinnt, und ihre eigenartigen Jagdmethoden machen sie vielfach zu ebenbürtigen Gegnern der Säugetiere.



Abb. 91. Python reticulatus Gray. Riesenschlange von 7 m Länge aufgeschnitten und abgehäutet, um das im Magen befindliche, gefressene Wildschwein zu zeigen. Gleiches Individuum, wie das im Bd. I, S. 318 abgebildete. Orig.-Photographie

In dem ersten Bande dieses Werkes wurde als Beispiel für die Erweiterungsfähigkeit der Mundöffnung und der Verdauungsorgane bei den Riesenschlangen der Fall angeführt und durch eine Photographie belegt, in welchem eine javanische Python-Art ein ganzes Wildschwein verschluckt hatte. Hier füge ich noch ein kleines Bildchen bei, welches die gleiche, dort S. 318 abgebildete Riesenschlange zeigt, nachdem sie geöffnet und abgezogen worden ist. Das Wildschwein in noch fast unversehrtem Zustand, liegt noch im aufgeschnittenen Magen des Reptils. Wenn auch manche übertriebene Erzählungen über die Freßtätigkeit von Riesenschlangen vorliegen, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, daß die großen Pythons von Asien und Afrika und die Boas des tropischen Amerika außer mittelgroßen Vögeln auch manches relativ große Säugetier aus der Gruppe der Huftiere, seltener wohl der Raubtiere zu bewältigen vermögen. Vor allen Dingen sind es aber die Nagetiere von mittlerer Größe, welche ihre Opfer darstellen.

Recht interessante Angaben über die Ernährung von Schlangen sind in dem Bericht des Trivandrum-Museums in Travankore von 1903 enthalten. Eine Python von 7 m Länge, welche in dieser Zeit sich viermal häutete, fraß innerhalb eines Jahres 100 Hühner, vier kleinere Beuteltiere, ein Känguruh und einen Hund. Ein kleineres Exemplar von 5 m Länge fraß in der gleichen Zeit 54 Hühner, zwei Bandikuts, zwei Hunde, zwei Meerschweinchen, einen Reiher und zwei Beuteltiere.

Auch unter den Giftschlangen finden sich viele Säugetierfresser. Unsere Kreuzotter ist ein eifriger Mäusevertilger. Die indischen Kobras fressen vorwiegend Ratten und andere kleinere Nagetiere, daneben auch Frösche usw. Nach dem gleichen vorhin zitierten Bericht fraß in einem Jahr eine Kobra von $1\frac{1}{2}$ m Länge 55 Ratten und 50 Frösche. Auch nicht giftige Schlangen von mittlerer und geringer Körpergröße räumen unter den kleineren Nagern auf. So werden die Zamenis und Elaphis-Arten in Süd- und Ostasien von der Bevölkerung direkt als Rattenschlangen bezeichnet.

Die Vögel, welche Säugetiere fressen, sind vielfach dieselben, welche wir früher als Verfolger von Vögeln, Reptilien und Amphibien angeführt haben. Einem Storch kommt es nicht darauf an, in seine Froschmahlzeit einige Mäuse einzuschieben. Die Nachtraubvögel, vor allen Dingen Eulenarten spielen eine große Rolle als Verfolger kleiner Säugetiere, besonders von Nagetieren. Unsere Falken, ferner die Weihen, Bussarde und die Adler sind eifrige Jäger auf kleine Säugetiere.

Vom Rauhfußbussard wird berichtet, daß er sich in Steppengegenden Nordasiens ausschließlich von Lemmingen ernährt. Der Mäusebussard ist ja allgemein dafür bekannt, daß er Mäuse, Ratten, Hamster, Maulwürfe, junge Hasen mit besonderer Vorliebe einfängt. Der Steinadler ist auf seiner Jagd oft beim Überwältigen von Katzen, Füchsen, jungen Huftieren beobachtet worden. Der Kaiseradler fängt Hasen, Murmeltiere; der Schreiadler kleine Nager. In den Tropen machen sich manche Raubvögel mit Vorliebe an baumbewohnende Säugetiere. So wird von der Harpyia, dem Schopfadler, berichtet, daß sie Beutelratten, Affen und Faultiere von den Bäumen herunterfängt, und ein Adler der Philippinen und angrenzenden Gebiete verdankt der Gewohnheit, Affen zu fangen, sogar seinen wissenschaftlichen Namen (Pithecophaga jefferyi Grant).



Abb. 92. Der Schwertwal (Orca orca L.) auf der Jagd nach Seehunden.

Schließlich finden wir wieder in den nächsten Verwandten die gefährlichsten Feinde der Säugetiere. Der Begriff „Raubtier" ist ja von vornherein auf die Beobachtung der fleischfressenden, räuberischen Säugetiere begründet worden. Und diejenigen, welche auf den Beobachter mit ihren Raubtiereigenschaften den größten Eindruck machen müssen, sind naturgemäß solche, welche so große und gewandte Tiere, wie Säugetiere selber es sind, als Nahrung benützen.

Schon die niederen Säuger, die Beuteltiere, haben ihre Typen von Raubtieren. Die Beutelmarder (Dasyurus-Arten), deren kleinere Vertreter sich von Insekten und Vögeln ernähren, sind zum Teil gefährliche Feinde der kleineren Beuteltiere. So berichtet Lumholtz, daß in Queensland der dort vorkommende Kusu (Phalangista archeri) der hauptsächlichste Raub des Fleckschwanzbeutelmarders (Dasyurus maculatus Kerr) sei. In Tasmanien leben außer dem Beutelmarder noch zwei andere noch größere Beutelraubtiere: der sogenannte tasmanische Teufel (Sarcophilus satanicus Thos.) und der Beutelwolf (Thylacinus cynocephalus Harris). Beide sind blutdürstige Raubtiere, welche nicht nur seit jeher unter den Känguruhs und anderen Beuteltieren ihrer Heimat gewaltig aufgeräumt, sondern auch nach der Besiedelung Tasmaniens in den Hühnerställen und Schafherden der Kolonisten beträchtlichen Schaden angerichtet haben.

Die katzen- und hundeartigen Raubtiere sind seit jeher für uns die typischen Vertreter der Säugetierfresser. Daß die großen Katzen in ihrer Heimat sich die großen Huftiere mit Vorliebe als Beute wählen, so in Afrika die Löwen Antilopen, Gazellen, Wildpferde, selbst Giraffen, ist altbekannt. Die Leoparden suchen sich ihre Beute in Afrika unter den mittleren und kleineren Antilopenarten; in Asien unter den kleinen Hirschen. Doch verschmähen sie auch größere Nager nicht, und wo die Möglichkeit dazu gegeben ist, überfallen sie mit Vorliebe die Herden der menschlichen Haustiere.

In Südamerika sind sowohl die großen Nagetiere, wie die Pakas, als auch die Hirsche eine beliebte Beute des Jaguars und Pumas. Die kleineren Raubtiere suchen sich ihre Beute entsprechend ihrer Größe: die kleineren Katzen kleine Huftiere und Nagetiere, ebenso die Wölfe, Füchse, Viverren und Marder. Auch Bären, die ja im allgemeinen eine gemischte Ernährung besitzen, vergreifen sich an mittelgroßen und kleinen Säugetieren. Alle diese Raubtiere überfallen gelegentlich auch ein Tier, welches viel größer ist als sie selbst, wenn es krank und in

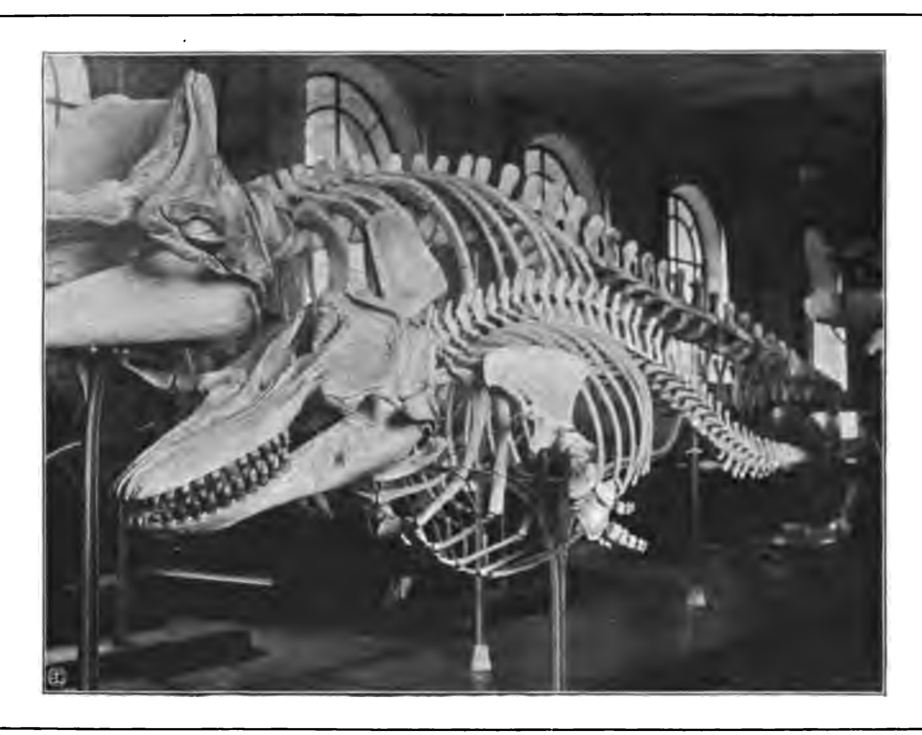


Abb. 93. Skelett von Orca orca (L.), dem Schwertwal.
Zu beachten sind die gleichmäßig ausgebildeten Zähne in dem furchtbaren Gebiß dieses Seehundfressers.
Orig.-Photographie nach dem Präparat im Ozeanographischen Museum in Monaco. Verkl. 1/20 mal.

seinen Bewegungen behindert ist. Manche, wie die Wölfe, wagen sich vor allem dann an größere Tiere, wenn sie gemeinsam jagen. Junge Tiere, auch großer und kräftiger Arten fallen oft kleineren Raubtieren zum Opfer. Es sind also in der Hauptsache pflanzenfressende Säugetiere, welche die Beute der landbewohnenden Raubtiere bilden.

Unter den Seesäugetieren sind Zahnwale als gewaltige Feinde der Seehunde anzuführen. Der Schwertwal (Orca orca L.) kann mehrere Seehunde hintereinander verschlucken. Er frißt auch Delphine, z. B. Braunfische, und fällt bisweilen große Wale an, denen er mächtige Stücke aus dem Leibe reißt. Bekannt ist der Befund von Eschricht, der in dem Magen eines 5 m langen Schwertwals 13 kleine Delphine (Braunfische oder Meerschweine Phocaena communis L.) und 14 Seehunde auffand, während ein fünfzehnter Seehund noch im Rachen des Zahnwals steckte, dessen Erstickung (?) er herbeigeführt hatte.

4. Raubtiere und Pflanzenfresser.

Wir haben in den vorausgehenden Kapiteln einen Überblick über die wichtigsten beiden Ernährungstypen der Tiere gewonnen. Dabei hat sich uns bereits der Eindruck einer ungeheuren Mannigfaltigkeit geboten. Wir lernten eine Menge vielfältiger Anpassungen an die Ernährungsbedingungen kennen, und es traten uns dabei bereits gewisse Gesetzmäßigkeiten entgegen. Letztere wollen wir an dieser Stelle zusammenzufassen suchen.

Pflanzenfresser und Tierfresser in reiner Ausbildung stellen in der gesamten Organisation bedeutende Gegensätze dar. Es wird uns dies am besten klar, wenn wir aus einigen Tiergruppen miteinander nahe verwandte Vertreter herausgreifen und einander gegenüber-

stellen. Vergleichen wir z. B. unter den Insekten den plumpen, trägen, wehrlosen Maikäfer mit dem flinken, beweglichen, kräftigen Laufkäfer, so sehen wir die charakteristischen Gegensätze von Pflanzenfresser und Tierfresser. Bei dem Maikäfer fällt uns zunächst schon die schwache Ausbildung der Kiefer gegenüber den dolchartigen Bildungen des Laufkäfers auf, und man muß einmal beobachtet haben, wie wehrlos ein Maikäfer unter den Bissen winziger Ameisen zappelt, und daneben gesehen haben, wie ein paar Laufkäfer einen großen Regenwurm, eine Schnecke oder eine Heuschrecke überwältigen, um den Gegensatz ganz zu ermessen. Des Maikäfers Mundwerkzeuge sind wohl geeignet, um pflanzliche Nahrung zu zermahlen; sein Kaumagen und die Länge seines Darmes unterstützen jene. In diesem langen Darm muß aber die Nahrung, damit aus ihr die notwendigen Stoffe gewonnen werden können, lange Zeit verweilen. Dadurch wird der Körper des Tieres belastet, seine Beweglichkeit wird von vornherein vermindert. Die Geruchsorgane und die Augen der Maikäfer sind hinreichend gute Instrumente, um das Tier an die Stätten hinzuführen, wo ihm seine Pflanzennahrung in Fülle zur Verfügung steht. Aber sie sind nicht genügend, um vor wehrhaften Feinden zu warnen und zu schwer findbarer Nahrung hinzuleiten. In allen diesen Beziehungen besitzen die Laufkäfer eine überlegene Organisation. Ihre Sinnesorgane stehen auf einer hohen Stufe. Sie nehmen sehr rasch wahr und vor allem vollzieht sich die Umsetzung von Wahrnehmungen in Bewegungen bzw. Handlungen mit größter Promptheit. Ihr Darm verdaut die aufgenommene Nahrung rasch und vollkommen, so daß der Käfer durch sie in seinen Bewegungen nicht behindert wird. Vielen Feinden, von deren Herannahen ihn seine Sinnesorgane rechtzeitig unterrichtet haben, entgeht er durch die Flucht, während er gegen andere mit seinen kräftigen Kiefern sich zu verteidigen weiß.



Abb. 94. Vitrina major Fér. Einheimische Raublungenschnecke. Orig. nach dem lebenden Objekt. Vergr. 6 mal.

Ähnliche Gegensätze finden wir bei den Schnecken, und zwar sowohl bei den Bewohnern des Landes wie bei jenen des Meeres. Während die Pflanzenfresser als das Urbild der Langsamkeit und Trägheit mit ihren raspelähnlichen Radulen die Pflanzensubstanz abhobeln, sind die tierfressenden Formen meist zwar nicht viel flinker, aber mit kräftigeren Beißwerkzeugen ausgestattet und z. T. sogar imstande, ihre Beute durch Gifte zu lähmen. So finden wir bei Daudebardien und Vitrinen (Abb. 94) die Zähne der Radula dolchartig verlängert und bei den marinen Schnecken aus der Gruppe der Toxoglossen oft sogar durch Giftdrüsen in ihrer Wirkung verstärkt. Bei den ersteren, welche Raublungenschnecken sind, ist der Gegensatz in der Bildung ihrer Zahnreihen zu denjenigen der pflanzenfressenden Lungenschnecken sehr groß (Abb. 95 A u. B). Auch fehlt der mit der Radula bei den Pflanzenfressern zusammenwirkende Oberkiefer. Bei den Toxoglossen, z. B. Conus, sind die Zahnreihen der Radula auf 2 reduziert, die Zähne sind aber sehr lang und spiralig ineinander verwickelt, so daß das Sekret der Giftdrüse wie durch eine Röhre geleitet wird. Die Raublungenschnecken brauchen nicht sehr flink zu sein, denn ihre Beute ist es auch nicht. Die Testa-

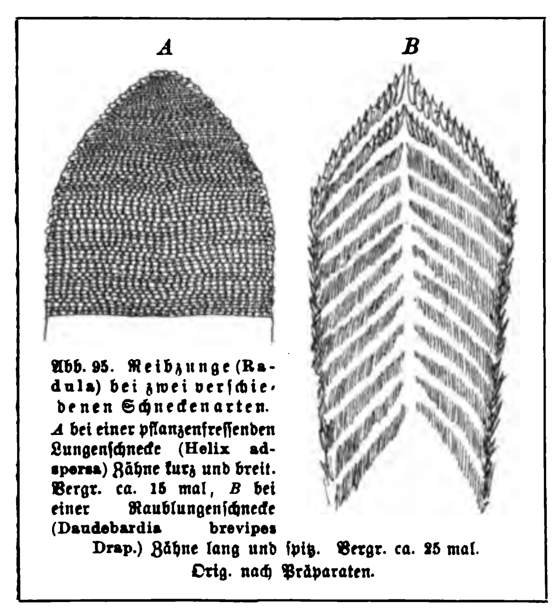


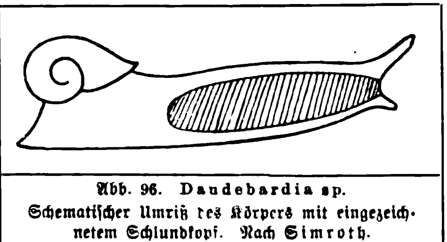
Abb. 95. Reibzunge (Radula) bei zwei verschiedenen Schneckenarten. *A* bei einer pflanzenfressenden Lungenschnecke (Helix adspersa) Zähne kurz und breit. Vergr. ca. 15 mal, *B* bei einer Raublungenschnecke (Daudebardia brevipes Drap.) Zähne lang und spitz. Vergr. ca. 25 mal. Orig. nach Präparaten.

zellen und Daudebardien fressen Regenwürmer, die sie mit ihrem vorstoßbaren Schlundkopfe packen und ganz hinunterwürgen (Abb. 96). Da kann der vordere Teil noch zum Mund heraushängen, während der hintere im Magen schon fast verdaut ist. Natalina caffra und Glandina fressen Nacktschnecken und Gehäuseschnecken, die sie bis in die letzten Windungen hinein ausleeren. Der Schlundkopf dieser Tiere, entsprechend der Länge der Radula sehr ausgedehnt, beeinflußt die ganze Körpergestalt. Die Schale ist für den mächtigen Vorderkörper zu klein, er kann nicht mehr in sie zurückgezogen werden; der Darm ist viel kürzer als bei den pflanzenfressenden Schnecken und entbehrt des muskulösen Vormagens.

Jedermann wohlbekannt sind die Verschiedenheiten in Organisation und Lebensweise bei den pflanzen- und tierfressenden Vögeln und Säugetieren. Man braucht sich bloß einen Falken und eine Gans oder eine Taube nebeneinander vorzustellen, um den Gegensatz vor Augen zu haben. Und ebenso einleuchtend ist die Gegenüberstellung eines Wolfes oder Löwen und einer Gazelle oder eines Hasen.

Am auffallendsten erscheinen uns die Gegensätze in der Ausbildung körperlicher Anpassungen. Diese treten uns, wie das bei Anpassungen, die mit der Ernährung zusammenhängen, verständlich ist, zunächst an den Mundwerkzeugen entgegen. Wir erwähnten sie gerade bei Insekten und Schnecken. Ähnliche Gegensätze in der Ausbildung der Mundwerkzeuge können wir bei allen Tiergruppen ausfindig machen. Von Bedeutung ist da gerade das Beispiel, welches die Vögel uns darbieten. In den verschiedensten Formen tritt uns bei ihnen im Schnabel ein ausgesprochenes Greifwerkzeug entgegen, dessen Gestaltung eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit der Art der aufzunehmenden Nahrung zeigt. Wir haben früher die Meißel- und Zangenschnäbel der Pflanzenfresser geschildert. Wir haben gesehen, wie bei Insektenfressern der Schnabel zum Teil zu einer feinen Pinzette wird, geeignet, um die Insekten aus ihren Schlupfwinkeln hervorzuholen. Ähnliche, zum Teil sehr komplizierte Bildungen kommen bei muschel- und krustazeenfressenden Vögeln vor. Bei den räuberischen Vögeln, einerlei, ob sie Fische, Kaltblüter des Landes oder warmblütige Tiere verzehren, finden wir den Schnabel als gewaltiges Hackinstrument ausgebildet, als eine Waffe, die wohl geeignet ist, den Widerstand eines sich wehrenden, kräftigen Tieres zu brechen.

Fast noch belehrender sind die Anpassungen bei den Säugetieren. Inwiefern die Bezahnung bei ihnen jeweils der Art der Nahrung entspricht, das ist im ersten Bande dieses Werkes S. 319—330 ausführlich dargestellt worden. Es verlohnt sich, an dieser Stelle kurz noch einmal darauf hinzuweisen, wie die Ähnlichkeit der Nahrung die verschiedensten


Abb. 96. Daudebardia sp. Schematischer Umriß des Körpers mit eingezeichnetem Schlundkopf. Nach Simroth.

Tierformen einander ähnlich macht. Huftiere und Nagetiere haben außer den Vorderzähnen, die sie zum Ergreifen und eventuell zum Abschneiden oder Öffnen der ihnen als Nahrung dienenden Pflanzenteile brauchen, eine Bezahnung mit breiter Mahlfläche. Bei allen Säugetieren mit vorwiegend pflanzlicher Nahrung sehen wir eine entsprechende Ausbildung in geringerer oder größerer Vollkommenheit. Die auf einer ganz anderen Zahnformel aufgebaute Gebißgestaltung der Beuteltiere kann sich im äußeren Aussehen auffällig derjenigen von Huftieren oder Nagetieren nähern, wenn das betreffende Beuteltier auf entsprechende Nahrung angewiesen ist. Bei den grasfressenden Känguruhs haben wir ganz ähnliche Zähne wie bei Pferden; bei den körner- und samenfressenden Beuteltieren eine Bezahnung, die sich sehr derjenigen der Nagetiere nähert.

Die räuberischen Tiere brauchen Zähne, mit denen sie ihre flüchtige Beute festhalten können, und so finden wir beim Insektenfresser einerlei nun, ob er zu den Fledermäusen, zu den Beuteltieren, zu den echten Insektenfressern oder zu den Halbaffen gehört, ein Gebiß, welches aus kleinen, spitzen Zähnen besteht; jeder Zahn ist von dem andern entfernt, und in den Zwischenraum zwischen je zwei unteren Zähnen greift ein oberer hinein, so daß die glattgepanzerten Insekten beim Biß wie zwischen zwei Gabeln festgespießt werden. Ja auch die ausschließlich insektenfressenden Reptilien, also vor allem Eidechsen, Geckos usw. zeigen uns denselben Charakter der Bezahnung. Der Unterschied gegenüber der einheitlichen Fläche, die von den Kauzähnen bei Pflanzenfressern gebildet wird, ist sehr auffallend. Ebenso finden wir relativ kleine gleichgroße, durch regelmäßige Abstände voneinander getrennte Zähne bei einer andern Gruppe von Tieren, die sich ebenfalls von einer flinken Beute mit schlüpfriger Körperoberfläche ernähren. Es sind dies die Fischfresser. Bei allen in ausgesprochener Weise fischfressenden Fischen, Reptilien und Säugetieren finden wir den Kopf in Form einer langen Schnauze vorgestreckt und den Mund mit einer langen Reihe spitzer, gleichförmiger Zähne ausgestattet. Werden diese in den schuppigen Körper eines Fisches eingeschlagen, so halten sie fest trotz seiner Glätte und Schlüpfrigkeit. Ja selbst bei manchen Vögeln, die sich vom Fischfang ernähren, wie z. B. bei den Sägern, finden wir eine Ausbildung des Schnabels, welche in ihrer Form und durch die zackigen Vorsprünge am Rande an die bezahnte Schnauze eines Gavials erinnert. Alle diese räuberischen Formen gebrauchen ja ihr Gebiß wesentlich zum Fang ihrer Beute, höchstens zerbeißen sie sie in einige große Bissen, die sie unzerkaut hinunterschlucken. So findet man im Magen des Delphines die ganzen Fische oder solche, deren Körper durch einen Biß in zwei Hälften zerlegt wird. Vielfach ist bei solchen Räubern das Kiefergelenk so eingerichtet, daß Ober- und Unterkiefer wie die Blätter einer Schere aneinander vorbeigleiten und so ein furchtbares Werkzeug bilden zum Töten und Zerfleischen der Beute. Zum Zerkauen wäre es höchst ungeeignet. Werfen wir noch einmal einen Blick auf die Gebißreihe bei den echten Raubtieren, die schon auf Seite 324 des ersten Bandes geschildert worden ist. Wir sehen da bei solchen Raubtieren, die nicht ganz ausschließlich sich von Fleisch ernähren, wie bei den Hunden, die Zähne der beiden Kiefer in zwei Gruppen eingeteilt: die vordere, welche aus den Schneidezähnen, dem Eckzahn und den ersten Backenzähnen besteht, hat scharfe Spitzen oder schmale Kanten. Sie ist der schneidende Teil des Gebisses. Die hinteren Backenzähne besitzen eine breite Fläche und stellen den zum Zerkauen und Zermahlen der Nahrung geeigneten Teil dar. Es ist nun sehr interessant zu verfolgen, wie bei denjenigen Raubtieren, welche als Omnivore zu bezeichnen sind, da sie regelmäßig von gemischter Kost leben, wie die Bären und Dachse, jene Kauzähne stark ausgebildet sind und im Gebiß geradezu dominieren, während bei den ausschließlichen Fleischfressern der Kauteil des Ge-

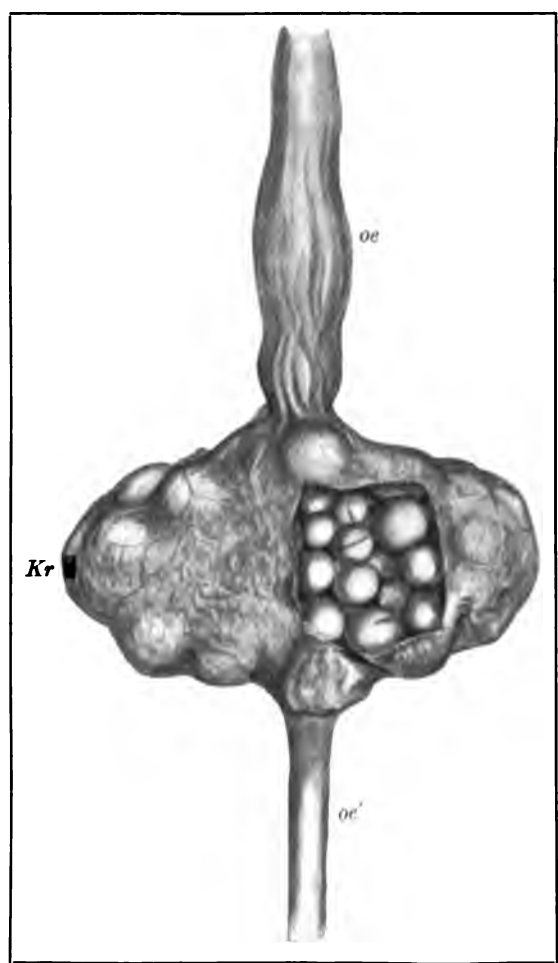


Abb. 97. Kropf (*Kr*) einer Haustaube *oe*, *oe'* oberer und unterer Teil der Speiseröhre, deren Aussackung der Kropf bildet. Auf der einen Seite ist ein Fenster in die Kropfwand geschnitten, um dessen Füllung mit Erbsen zu zeigen. Orig. nach Präparat. Nat. Größe.

bisses eine immer geringere Rolle spielt, ja bei den großen Katzen so gut wie ganz verschwunden ist. Mit der Verkürzung des Gebisses, welches mit dem gewaltigen Reißzahn endigt, ist die Kraftentfaltung der massigen Beißmuskeln enorm gesteigert.

Ganz entsprechende Gebisse treten uns nun in einer auffallenden Ähnlichkeit bei den raubtierähnlich lebenden Beuteltieren, so bei dem tasmanischen Beutelwolf entgegen. Auch bei den vielfach fleischfressenden Affen, besonders den Pavianen, ist die Ähnlichkeit mit dem Raubtiergebiß, besonders in dessen vorderem Teil, eine unverkennbare.

Bei allen räuberischen Tieren muß die fehlende Kauleistung durch andere Funktionen des Verdauungsapparates ersetzt werden. Sie wird durch solche vertreten, welche ihre Aufgabe in einer möglichst kurzen Zeit vollbringen. Es sind das die chemischen Kräfte, welche die Verdauungssäfte ausüben. Sie sind von intensivster Wirkung und verdauen unter Mitwirkung starker Säuren die aufgenommene Nahrung: Fleisch, Fett, Bindegewebe, oft selbst Knorpel und Knochen in kürzester Zeit. Eiweißlösende (proteolytische) Fermente spielen bei ihnen eine viel größere Rolle als bei den Pflanzenfressern, bei denen die diastatischen, stärkeumwandelnden Fermente die wesentlichere Rolle spielen. So wird dem Raubtier die zur Erlangung seiner Beute notwendige leichte Beweglichkeit erhalten oder doch nach der Nahrungsaufnahme in relativ kurzer Zeit zurückgegeben. Es sind ja manche räuberische Tiere darauf angewiesen, die Nahrung, die ihnen in größeren Zeitabständen zufällt, in großen Portionen aufzunehmen. Solche Tiere liegen während der Verdauung oft längere Zeit in einem Versteck, da sie außerordentlich träge und ungeeignet zur Flucht und Verteidigung geworden sind. Immerhin sind sie dann noch dadurch geschützt, daß sie über bedeutende Körperkräfte, furchtbare Waffen und über einen, etwaige Gegner schreckenden, Anblick verfügen. Es gibt nicht viele Tiere, die eine bei der Verdauung liegende Riesenschlange oder einen träge daliegenden Tiger oder Löwen anzugreifen wagen.

Ganz anders ergeht es dem schwer beladenen Pflanzenfresser. Er muß sich schwer vollfüllen, um aus seiner Nahrung die nötige Energiemenge zu ziehen. Ja wir sehen die Pflanzenfresser vielfach mit besonderen Vorratsorganen an ihrem Körper versehen, in welche sie ihre Nahrung hastig einfüllen, um sie in Ruhe an geschütztem Orte weiter zu präparieren und

zu verdauen. Schon das ganze Ausmaß der Darmlänge (vgl. Bd. I, S. 346) ist bei Pflanzenfressern in der Regel viel erheblicher als bei Fleischfressern. Entweder ist das Darmrohr viel länger oder viel weiter oder mit Aussackungen (Blinddärmen usw.) versehen. Bei Insekten finden wir viele Beispiele für diese Verhältnisse. Doch können andere biologische Momente abändernd auf diese Beziehungen einwirken. Räuberische Heuschrecken (Locustiden und Mantiden) haben z. B. einen langen aufgerollten Darm, Locusta selbst allerdings und Decticus den zu erwartenden kurzen Darm. Die Darmlänge steht wohl hauptsächlich mit der Art der Nahrung, ihrer Ausnützbarkeit und Ausnützungsweise in Zusammenhang. Die pflanzenfressenden Schmetterlingsraupen haben wohl einen kurzen, geradgestreckten Darm, aber sie sind träge Tiere, welche sich die Zeit nehmen, mit ihren Mundwerkzeugen die Nahrung sorgsam zu zerkleinern und vorzupräparieren. Sonst sind bei pflanzenfressenden Insekten die Kaumägen stark entwickelt und mit Chitinhaken und -platten versehen, welche teils als Reiborgane zum Zerkleinern, teils als Filtriervorrichtungen dienen.

Auch bei den Wirbeltieren finden wir entsprechende Verschiedenheiten in der Darmlänge je nach der Nahrung. Bei pflanzenfressenden Vögeln sind die Blinddärme oft enorm lang. Vor allem haben sie in dem Kropf (Abb. 97) ein Organ, in welchem sie vielfach große Nahrungsmengen aufspeichern können und in welchem die Nahrung auch einer Aufweichung und Aussortierung unterliegt. Aus dem Kropf werden unbrauchbare Hüllen, Kerne, Behaarungen usw. entfernt, ehe die Nahrung ihre weitere Wanderung durch den Darm antritt. Sie ist hastig heruntergeschluckt und meistens nicht zerkleinert worden, und so findet die nachträgliche Verkleinerung im Innern des Körpers statt, in dem Muskelmagen, dessen gewaltige Muskelwand im Verein mit dem Hornbelag der Innenwand oft das härteste Pflanzenmaterial zu zermahlen vermag. Es ist sehr lehrreich, die dicken Muskelmägen pflanzenfressender Vögel mit den zartwandigen entsprechenden Magenteilen von Raubvögeln oder Insektenfressern zu vergleichen (Abb. 98). Auch im Muskelmagen der Vögel findet noch eine Sortierung der aufgenommenen Nahrung und eine Beseitigung unverdaulicher Bestandteile statt. Die sogenannten Gewölle der Raubvögel kommen wohl aus dem Muskelmagen, da sie oft die Schädel von Nagetieren in zerbrochenem Zustand enthalten.

Abb. 98. Vogelmägen. *A* Magen eines Truthuhns, *B* Magen eines Bussards, beide Mägen der Länge nach durchschnitten. *oe* Speiseröhre, *d* Dünndarm, *dr* Drüsenmagen, *m* Muskelmagen. Nach Boas.

Vorratsmägen finden wir auch bei den pflanzenfressenden Säugetieren. Bekannt und im ersten Bande des Werkes geschildert sind ja die eigenartigen Formen der Wiederkäuermägen. In der Funktion fast eher den Muskelmägen der Vögel als den teils rein als Vorratsräume, teils chemisch wirksamen Mägen der Wiederkäuer, ähneln die auch oft sehr eigenartig gestalteten Mägen der Nagetiere. Bei manchen von ihnen, wie bei den Verwandten der Mäuse, besitzt oft ein Teil des Magens an der Innenwand einen Hornbelag,



Abb. 99 *A*. Macacus rhesus L. „Bunder“ mit leeren Backentaschen. Orig.-Photographie nach einem Exemplar des Frankfurter Zoologischen Gartens. Photographiert von Frl. Fahr.

mit dessen Hilfe die Nahrung nachträglich weiter zermahlen werden kann. Auch die fruchtfressenden Fledermäuse haben oft sehr stark entwickelte Vorratstaschen an ihren Mägen.

Bei den laubfressenden Affen, also bei Schlank- und Stummelaffen ist vielfach der Magen sehr groß, in Abteilungen zerteilt und scheint eine ähnliche Funktion zu haben wie der Wiederkäuermagen.

Bei gewissen Pflanzenfressern unter den Säugetieren finden wir schließlich noch eine Einrichtung, welche in ihrem Nutzeffekt sehr an die Kröpfe der Vögel erinnert. Es sind dies die Backentaschen, welche bei Nagern aus den Gattungen Cricetus, Tamias, Spermophilus, den Geomyiden, sowie bei einer Reihe von Affen (Abb. 99 A—C) vorkommen. Ferner finden sie sich beim Schnabeltier und angeblich auch bei einigen Fledermäusen.

Bei den Nagern können die Backentaschen an der Innenseite der Backen liegen und ihren Eingang von innen, von der Mundhöhle aus haben. Bei gewissen Nagergruppen, wie bei den Geomyiden (Saccomys, Ascomys usw.), liegen sie jedoch außen und haben ihren Eingang von der Außenseite neben den beiden Mundwinkeln; auch sind sie innerlich behaart. In letzterem Falle erscheinen sie als reine Transportorgane, welche es dem flüchtigen Tiere ermöglichen, größere Portionen der erbeuteten Körner in seinen Bau zu schleppen.

Während die Pflanzenfresser nur ausnahmsweise ihre Gliedmaßen zur Erbeutung ihrer Nahrung benützen, wie etwa zum Ausscharren von Wurzeln und Zwiebeln, zum Öffnen von Nüssen und Früchten oder zum Abpflücken von solchen, sind die räuberischen Tiere auf ihre Gliedmaßen bei der Erbeutung ihrer Nahrung in einem viel höheren Maß angewiesen. Sie müssen rasch beweglich und muskelkräftig sein, um ihre flüchtige Beute einzuholen. In vielen Fällen genügt die Ausbildung der Mundwerkzeuge nicht vollkommen, um die Beute zu überwältigen, und so verwenden viele räuberische Tiere ihre Gliedmaßen als akzessorische, ja manchmal sogar als hauptsächliche Fangwerkzeuge.

Ich erinnere nur an die scherenartige Ausgestaltung der Beine, wie wir sie bei Krebsen und Insekten manchmal finden, und welche es den Heuschreckenkrebsen und den Gespensterheuschrecken z. B. erlauben, in aller Ruhe auf die harmlos herannahende Beute zu lauern. Raubvögel und Raubsäugetiere, unter letzteren besonders die Katzen, verwenden ihre Extremitäten zum Fang ihrer Beute. Der Falke greift mit seinen Klauen in der Luft seine geflügelte Beute; der Fischadler hebt mit seinen Füßen den Fisch aus dem Wasser; damit dessen glatte Oberfläche nicht durch seine Klauen hindurchglitscht, sind seine Zehen an der Unterseite zum Unterschied von den gewöhnlichen Adlern durch besonders ausgebildete Schuppen rauh.

Gliedmaßen und Fortsätze des Körpers können bei manchen Tieren geradezu zu einer Fernwaffe werden. Das gilt z. B. von den Tentakeln der Tintenfische. Während die Oktopoden, die achtarmigen Tintenfische, ihre Arme nach allen Seiten ausbreiten, die Spannhaut zwischen denselben ausdehnen und sich wie ein Trichter über ihre Beute stürzen (Abb. 101, S. 161), können die Dekapoden oder zehnfüßigen Tintenfische zwei ihrer Arme





Abb. 99 *B* u. *C.* Macacus rhesus L „Bunder“ mit stark gefüllten Backentaschen.
Orig.-Photographie nach einem Exemplar des Frankfurter Zoologischen Gartens. Photographiert von Frl. Fahr.

in besonderer Weise verwenden. Dieselben sind sehr lang und bestehen aus einem fadenförmigen stielartigen Teil und einer löffelförmigen Endverbreiterung. Letztere ist allein mit den gefährlichen Saugnäpfen besetzt, welche bei den Oktopoden die Ränder aller Arme und bei den Dekapoden auch die Ränder der kürzeren acht Arme einfassen. Die beiden langen Arme können nun bei den Dekapoden in eine Tasche zurückgezogen und weit vorgeschleudert werden. Ein Loligo mag nun ruhig unter leisem Schlagen seiner Flossensäume im klaren Wasser schweben. Schwimmt an ihm ein kleiner Fisch vorbei, so schießt er die beiden langen Arme plötzlich aus ihren Taschen hervor und heftet ihre Enden durch die Saugwirkung der Näpfe fest an die Oberfläche des Fisches (Abb. 100). Durch Verkürzung der Arme kann er ihn dann an seinen Mund heranziehen, ohne daß er sich erheblich von der Stelle bewegt hätte.

Ähnlichwirkende Fernwaffen finden wir bei manchen andern Tieren, ohne daß sie da zu besonderen Organen ausgebildet wären. Die mit Nesselkapseln bedeckten Tentakel und Senkfäden von Cölenteraten sind ja im Grund genommen ganz ähnliche Bildungen. Das Ausschnellen der feinen Fädchen aus den Nesselkapseln verklebt die berührten kleinen Tiere mit der Oberfläche des betreffenden Organs, durchbohrt auch ihre Körperwand, lähmt sie, und so können sie leicht der Mundöffnung zugeführt werden. Die Nesselkapseln, die ebensosehr Verteidigungswaffen als Angriffswerkzeuge darstellen, werden erst weiter unten bei Besprechung der Schutzanpassungen genauer besprochen. Manche pelagische Schnecken spritzen Schleimfäden nach ihren Opfern und fangen sie sozusagen wie mit einem Lasso. Auf dem Lande verfahren manche kleine Spinnen in ähnlicher Weise, so die Angehörigen der Gattung Theridium, welche aus ihren Spinndrüsen Fäden nach Ameisen uud anderen kleineren Insekten schießen. Die Spinne sitzt auf einem Grashalm oder einer andern Pflanze und lauert den unten vorbeigehenden Tierchen auf, die von den klebrigen Fäden eingehüllt werden.

Unter den höheren Tieren sind nur bei den Fischen einige Formen bekannt geworden, die sich in eigenartiger Weise einer Fernwaffe bedienen. In den Flüssen Hinterindiens und des malayischen Archipels kommt im seichten Wasser ein kleiner Fisch vor, der Schützen-

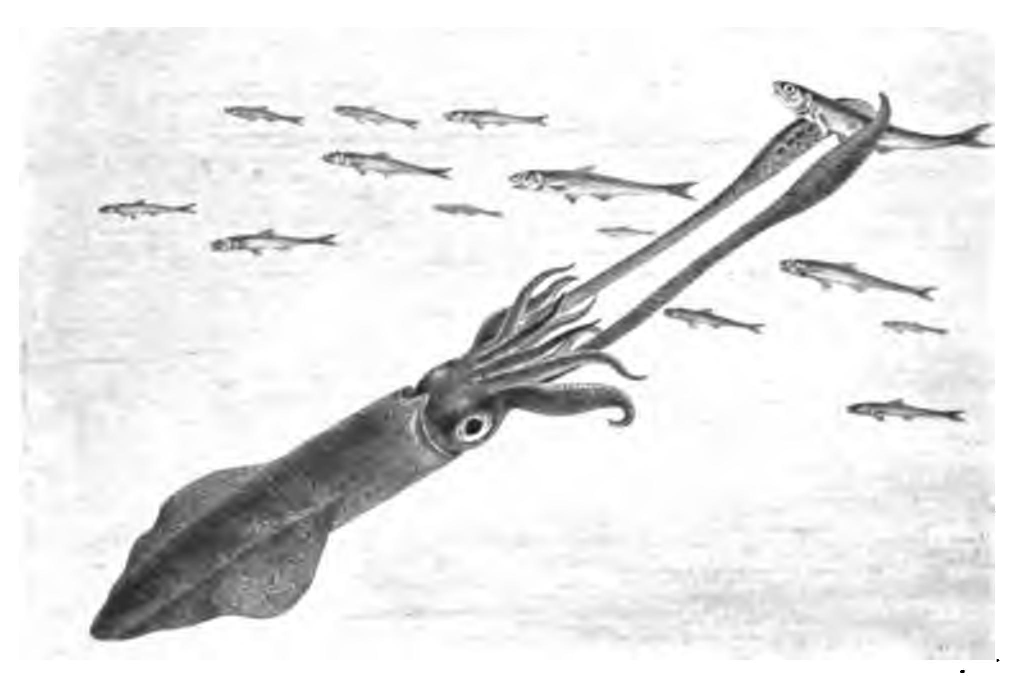


Abb. 100. Loligo sp. Zehnarmiger Tintenfisch beim Fischfang. Orig. nach der Natur.

fisch (Toxotes jaculator C. V.), welcher mit seinem eigenartig gestalteten Mund Wasser nach den auf den Blättern von Wasserpflanzen sitzenden Insekten spritzt (Abb. 102). Dadurch werden diese in das Wasser heruntergeschossen und fallen ihm zur Beute.

Raubtiere mit Fernwaffen können bis zu einem gewissen Grad auf die große Beweglichkeit verzichten, welche sonst für ihresgleichen so charakteristisch ist. Das gleiche gilt auch für gewisse Formen, welche durch Gifte, Listen und Fallen sich ihrer Beute bemächtigen. Giftapparate sind bei räuberischen Tieren sehr weit verbreitet. Fast nie treffen wir sie bei pflanzenfressenden Formen, ganz selten kommen sie bei solchen Pflanzenfressern vor, welche wir von räuberischen Vorfahren ableiten und denen sie als wirkungsvolle Verteidigungswaffen dienen.

Als Giftwaffen können wir die Nesselkapseln der Cölenteraten ansprechen, welche gerade bei den räuberischen Formen unter ihnen in großen Massen zu Nesselbatterien vereinigt auftreten. Die Giftwirkung einer großen Staatsqualle wie z. B. einer Physalia ist so gewaltig, daß selbst ein erwachsener Mensch durch ihre Berührung betäubt werden kann.

Unter den Würmern besitzen die Schnurwürmer oder Nemertinen an ihrem Rüssel dolchartige Stiletts, welche mit Giftdrüsen in Verbindung stehen. Mit ihrer Hilfe betäuben sie andere Würmer, vor allem Anneliden, ferner Schnecken, von denen sie sich nähren.

Wir erwähnten oben schon die giftigen Schneckenarten aus der Familie der Toxoglossen (S. 153) und können hervorheben, daß unter den Tintenfischen die trägeren bodenbewohnenden Formen, nämlich die Oktopoden (Abb. 101) es sind, deren Biß giftig wirkt. So sind sie imstande, die flinken Krebse und Krabben, welche ihre Nahrung bilden, rasch zu überwältigen.



Abb. 101. Octopus sp. Achtarmiger Tintenfisch sich über eine kleine Krabbe stürzend. Orig. nach dem Leben.

Unter den Arthropoden gibt es zahlreiche giftige Formen. Soviel wir wissen aber nur unter den luftatmenden Gruppen, den Tracheaten. Von den Tausendfüßlern sind die Chilopoden in der Regel mit Giftdrüsen versehen, welche an der Basis ihrer Beißklauen ausmünden. An entsprechender Stelle münden die Giftwerkzeuge bei den zahlreichen Spinnen, die über solche verfügen. Bei den Skorpionen jedoch und vielen Hymenopteren hat der Giftstachel seinen Sitz am Ende des Hinterleibs.

Die letztgenannten Formen kommen manchmal in die Lage, Menschen zu beißen bzw. zu stechen. Die größeren unter den giftigen Tausendfüßlern, Spinnen und Skorpionen sind vielfach in fast abergläubischer Weise wegen der Folgen der von ihnen beigebrachten Wunden gefürchtet. Viele von uns haben am eigenen Leib die Stiche von Bienen, Wespen oder selbst von Hornissen verspürt. Die Stiche dieser Tiere werden mit einem Stachel beigebracht, der am Hinterende des Körpers sitzt und aus stechenden und rinnenförmigen Chitinbestandteilen zusammengesetzt ist. Mit dem Stachel stehen Drüsen in Verbindung, von denen z. B. bei Wespen und Bienen eine größere Ameisensäure, eine kleinere das eigentlich wirksame giftige Ferment produziert. Dieses Gift hat eine starke Hyperämie und Entzündung der gestochenen Stelle zur Folge, der Stich kann also sehr schmerzhaft sein und eine große Anzahl von Bienen-, Wespen- oder Hornissenstichen, die dem gleichen Individuum beigebracht sind, können schwere Erkrankung oder selbst den Tod zur Folge haben. Letzteres kann auch durch eine geringere Anzahl von Stichen bewirkt werden, wenn sie an besonders gefährlicher Stelle wie an der Zungenbasis, im Hals oder der Luftröhre erfolgt sind.

Die Stiche dieser Tiere sind meistens steril; sie sind nicht von Bakterien infiziert, und wenn sie nicht nachträglich durch Kratzen mit schmutzigen Händen oder sonstwie ver-

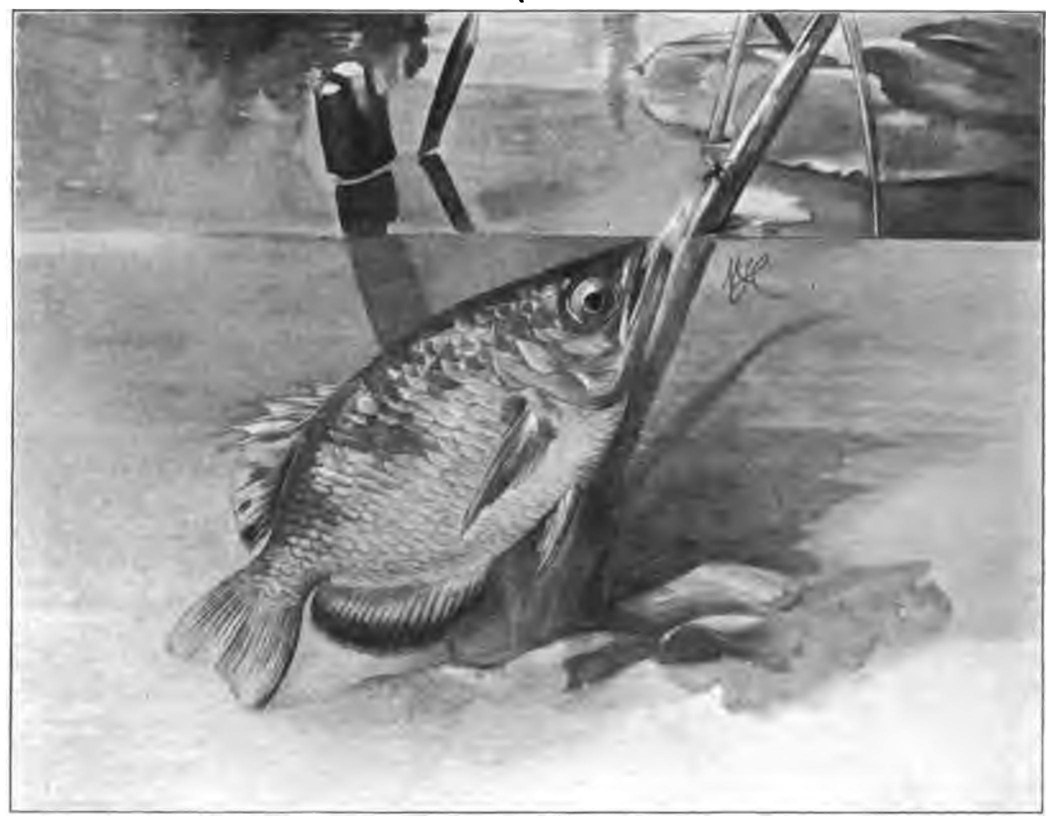


Abb. 102. Toxotes jaculator C. V. der hinterindische Spritzfisch, beim Insektenfang. Original.

unreinigt werden, so vergehen sie ohne besondere Gefährdung. Das gleiche gilt für die Mehrzahl der Stiche von Skorpionen und der Bisse von Tausendfüßlern.

Ich kann aus eigener Erfahrung berichten, daß die Stiche der europäischen Skorpione und die Bisse der größeren südeuropäischen Tausendfüßler vielfach recht unangenehm und schmerzhaft sind. In der Regel sind sie aber kaum schmerzhafter als Wespenstiche. Immerhin gibt es bei all diesen Tieren Schwankungen in der Giftwirkung, so daß das gleiche Individuum oder verschiedene Individuen der gleichen Art bald geringere, bald heftigere Erscheinungen verursachen. Die Bisse der großen Skolopender und die Stiche der großen Skorpione der Tropen haben aber oft viel schwerere Erkrankungen zur Folge.

Bei den Tausendfüßlern ist eins noch zu berücksichtigen. Sie sind räuberische Tiere, und es kann geschehen, daß an den gleichen Beißfüßen, mit denen sie den giftigen Biß beibringen, Reste der Nahrung hängen. Wenn in denselben Bakterien enthalten sind, so kann eine Infektion der Wunde erfolgen und Blutvergiftung eintreten, die dann auch den Tod des Gebissenen verursachen kann. Es ist dann nicht das Gift des Tausendfüßlers, das ihn getötet hat, sondern das Gift der sekundär hinzugekommenen Bakterien. Dasselbe gilt vom Biß der sogenannten „giftigen Spinnen", welche zwar Giftdrüsen besitzen wie Tarantel und Malmignatte Südeuropas, welche aber für den Menschen nicht in erheblichem Maße giftig sind. Ebenso ist es ja bekannt, daß Wunden, die von Aasfressern, wie den Hyänen, oder von großen Raubtieren, wie den Löwen, beigebracht werden, sehr zu starker Eiterung und zu Blutvergiftung neigen.

Wir werden später bei einigen Wirbeltieren besonders bei Fischen und Amphibien giftige Hautdrüsensekrete als Verteidigungswaffen kennen lernen. Als Angriffswaffen dienen

Giftapparate unter den Wirbeltieren nur den Reptilien. Stets sind es Giftdrüsen, welche an der Basis besonders umgestalteter Zähne münden und deren Gift sich beim Biß in die geschlagene Wunde ergießt. Es gibt nur eine Eidechsengattung, vertreten durch das in den südlichen Vereinigten Staaten und Nordmexiko vorkommende Heloderma horridum und H. suspectum Cope, welche einen giftigen Biß zu versetzen vermag. Sonst sind die einzigen Wirbeltiere mit giftigem Gebiß die Schlangen. Wie Giftdrüse und Zahn bei den Schlangen gebaut sind, welche verschiedenen Typen von Giftschlangen es gibt, und wie der Biß beigebracht wird, das wurde bereits im ersten Band dieses Werkes erörtert. Wir müssen hier noch hervorheben, daß die Giftschlangen verglichen mit ihren ungiftigen Verwandten meist träg beweglich sind. Sie haben die Neigung, bei drohender Gefahr sich zusammenzuringeln und den Angreifer abzuwarten. Sie erheben dann ihr Haupt und den Vorderteil des Körpers, um sich gegen den herannahenden Gegner zu schnellen. Das gleiche Verfahren wenden sie an, wenn sie einem Beutetier auflauern, oder wenn sie sich leise an ein solches anschleichen. Die eigentümliche Anordnung ihres Skelettes, die Kraft ihrer Muskeln erlaubt es ihnen manchmal sehr erhebliche Sprünge auszuführen. So ist es bekannt, daß Lanzettschlangen (Trigonocephalus lanceolatus Lac.) bis an die Nase von Pferden in die Höhe gesprungen sind.

Lauern und Springen ist überhaupt für viele Raubtiere charakteristisch. Krokodile liegen oft tagelang regungslos im Schlamm oder zwischen den Pflanzen im Fluß, um plötzlich auf ein zur Tränke kommendes Tier loszuschnappen. Riesenschlangen ruhen wie starr im Gebüsch oder lassen sich von Baumästen herunterhängen, denen sie vielfach sehr ähnlich sehen können. Leoparden lauern auf Bäumen und Felsen; Luchse auf Baumstämmen auf die vorübergehenden Beutetiere. Die Löwen warten im Gebüsch nahe der Tränke, vor allem gern an Steilufern von Bächen, auf die Zebras oder Antilopen der Steppe. Der Räuber liegt zusammengeduckt; seine gewaltigen Muskeln nimmt er zu einer mächtigen Bewegung zusammen und gewöhnlich ist mit einem Sprung, einem Hieb der Pranken, einem Biß der mächtigen Kiefer ins Genick das Opfer erlegt. Der Puma Argentiniens bricht nach Hudson Pferden und Hirschen das Genick, indem er eine Pranke und das Gebiß in den Nacken, die andere Pranke auf die Schnauze schlägt. Löwen können bei solchen Gelegen-

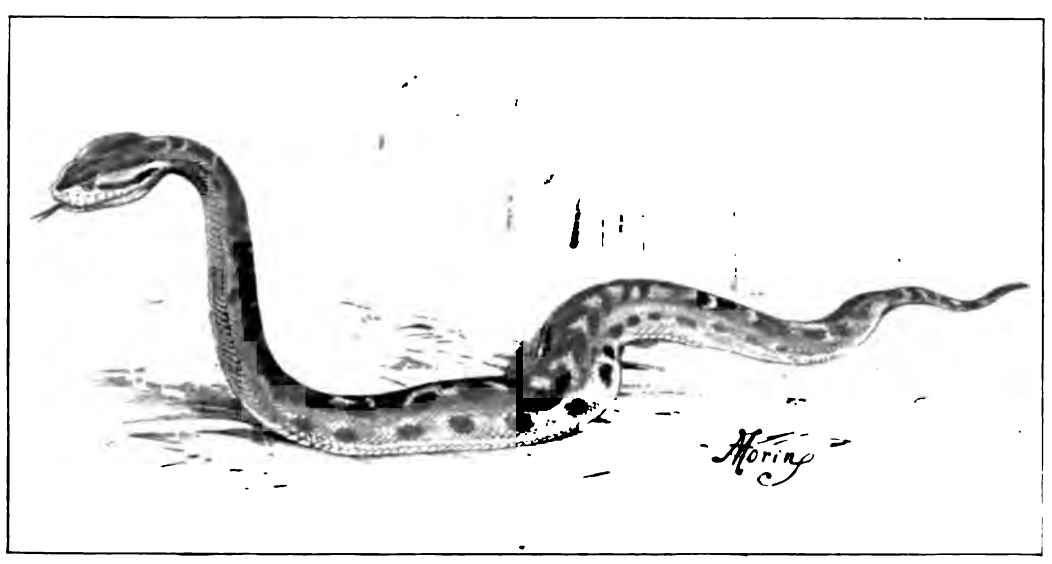


Abb. 103. Trigonocephalus lanceolatus Lacép. Die Lanzettschlange. Nach Doflein.



Abb. 104. Tiger, sich anschleichend (Felis tigris bengalensis Ths.).

heiten Sprünge von 8 m Weite machen (nach Schillings). Vielfach ist aber das Beutetier so flink und scheu, daß das Raubtier ganz besondere Gewohnheiten annehmen muß, um seiner Herr zu werden. Der Räuber muß sich mit größter Geschicklichkeit anschleichen und vermeiden, daß das Beutetier durch seine guten Sinnesorgane gewarnt werde. Denn je gefährdeter die Existenz eines wehrlosen Tieres ist, um so besser ist es in der Regel mit Hilfsmitteln ausgestattet, die es vor nahender Gefahr warnen. Der Räuber muß also die Windrichtung vermeiden, die seinen Geruch zu dem Beutetier hintragen würde; er muß sich in der Verborgenheit halten; er muß leise sein. Es kann uns nicht auffallen, daß wir unter den Raubtieren zahlreiche Formen mit nächtlichen Gewohnheiten antreffen, welche Nacht oder Dämmerung benützen, um sich an ihre Opfer anzuschleichen. Solche nächtliche Raubtiere besitzen vielfach besondere Anpassungen, welche ihnen leise Bewegungen ermöglichen. Bei den räuberischen Katzen sind es Polster unter den Füßen; bei den Nachtraubvögeln ein zartes weiches Gefieder, welches den Flug lautlos macht.

Ist das Raubtier unbemerkt nahe an seine Beute herangekommen, so hat es dieselbe noch lange nicht gefangen. Es bedarf besonderer Listen, besonderer Bewegungen, Sprünge, oft einer ermüdenden Jagd, um ihrer habhaft zu werden. So führen die großen Raubtiere nach stillem Anschleichen mächtige Sprünge aus; den Schrecken ihres Anblicks vermehren sie durch furchtbares Gebrüll. Müssen sie das Beutetier hetzen, so verstehen sie vielfach, ihm den Weg abzuschneiden. Doch haben viele Raubtiere, so Löwen, Leoparden, Jaguare, Pumas, die Gewohnheit, nach einem verfehlten Sprung die Jagd aufzugeben. Ähnliches gilt für die edleren Raubvögel, besonders Falken, die nach einem oder mehreren vergeblichen Stößen den entronnenen Vogel ohne weitere Verfolgung ziehen lassen. Auch sonst zeigen sie merkwürdige Übereinstimmungen in Temperament, Schärfe der Sinnesorgane und Jagdmethoden mit den räuberischen Säugetieren. Aus großer Ferne entdecken sie ihren Raub, verfolgen ihn in gewandtem Flug, überfliegen ihn, um sich von oben auf ihn zu stürzen, wobei sie vielfach laute Schreie ausstoßen. So sehen wir überall durch gleiche Lebensweise die gleichen Anpassungen bedingt.

Nicht wenige räuberische Tiere sind durch besondere körperliche Anpassungen direkt darauf hingewiesen, regungslos auf ihre Beute zu lauern. So harren die Gespensterheuschrecken (Mantiden) auf Pflanzen der heranfliegenden Insekten, um ihre Greifklauen über

ihnen zusammenzuschlagen. Wir werden später im Kapitel über Schutz- und Schreckfarben Fälle kennen lernen, in denen die Anpassungen zu diesem Zweck eine sehr hohe Vervollkommnung erfahren haben.

Die Larven der Libellen besitzen jene im 1. Bd. S. 288 beschriebene eigenartige Maske, die sie vorschnellen und mit der sie zugreifen, wenn ein Opfer sich in ihre Nähe gewagt hat. So wirken auch die Zungen von Fröschen, Spelerpes und Chamäleons, deren Bau und Funktionsweise im 1. Bd. S. 333 geschildert wurde. Ihre richtige Verwendung hat besondere Instinkte und bestimmt ausgebildete Sinnesorgane zur Voraussetzung.

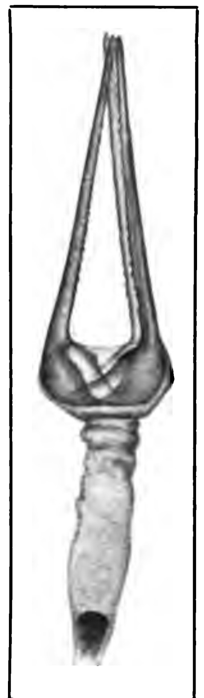


Abb. 105. Pedizellarie von Toxopneustes sp. Vergr. 36 mal. Orig. nach Präparat. (Die drei Arme der Zange sind deutlich erkennbar.)

Ähnlich steht es bei jenen wasserbewohnenden Tieren, welche wie die Welse und andere Fische Barteln d. h. Anhänge von wurmartiger Gestalt in der Mundregion besitzen, die auf andere kleine Tiere, besonders auf Fische einen anlockenden Reiz ausüben. Sie wagen sich dann in die Nähe des gefährlichen Maules, welches plötzlich aufgerissen wird und sie erschnappt. So werden auch die angelförmigen Fortsätze die sich über der Nasenregion der Seeteufel (Lophiiden) erheben, gedeutet. Sie gleichen kleinen Fähnchen, die im Wasser flattern, und locken Fische tatsächlich heran. Auch bei Süßwasserschildkröten, wie Chelydra und Macroclemmys, welche Fischfresser sind, dienen Barteln zur Anlockung der Beute. Die merkwürdige südamerikanische Matamataschildkröte (Chelys fimbriata) ist an Kopf und Hals mit fetzenartigen Anhängen behaftet, welche im Wasser flottierend die gleiche Wirkung ausüben, indem sie wie auf einem Stein wachsende Wasserpflanzen aussehen. Bei Tieren der dunklen Regionen der Tiefsee scheinen Leuchtorgane, die in der Umgebung des Mundes in der Kopfhaut sitzen oder auf angelförmigen Fortsätzen über dem Maul angebracht sind, in ähnlicher Weise als Lockapparate zu wirken. So werden diese Tiere in den Stand gesetzt, ruhig lauernd abzuwarten, daß ihre Beute selbst den wesentlichen Teil der Bewegungen leistet, welche sie ihnen schließlich ins Maul führt.



Abb. 106 Pedizellarie von Asteracanthion sp. Vergr. 200 mal. Orig. nach Präparat.

Eine kleine Anzahl von räuberischen Tieren ist durch extreme Anpassung an das Lauern auf die Beute fast zur sessilen Lebensweise übergegangen. Wir werden später sehen, daß sessile Tiere Tentakel oder andere Fangapparate wie ausgestreckte Arme regungslos ihrer Beute entgegenstrecken, um sie plötzlich über dem ahnungslos dahinschwimmenden Tier zusammenzuschlagen. Solche Wassertiere, die an Orten reicher Nahrungszufuhr leben und für deren Fang hoch spezialisiert sind, können ganz auf die Beweglichkeit verzichten. Sie sind aber fast alle darauf angewiesen, gemischte Nahrung, faulende Substanzen und Detritus zu fressen, und nur wenige von ihnen haben räuberische Gewohnheiten. Es gibt aber Tiere im Meer, welche nur über eine



Abb. 107. Photographie des Seesterns Asterias forreri d. L., der einen großen Fisch gefangen hat. Nach Beobachtungen an der Californischen Küste. Verkl. ca. 1/2 mal. Nach H. S. Jennings.

geringe Beweglichkeit verfügen und trotzdem arge Raubtiere sind. Wir haben früher schon in den Seesternen und Seeigeln solche kennen gelernt. (Vgl. S. 130.) Von den letzteren wollen wir an dieser Stelle die eigenartige Methode beschreiben, mit der sie sich selbst eines relativ sehr großen Beutetieres zu bemächtigen vermögen. Viele Seeigel und Seesterne besitzen an der Oberfläche ihres Körpers eine Menge kleiner eigenartiger Organe. Dieselben stellen kleine Zangen dar, die auf Stielen befestigt sind. Die Stiele sind beweglich, können auch eventuell verlängert werden, und jeder von ihnen beherrscht bei seinen Bewegungen einen gewissen Umkreis.

Die kleinen Zangen, die sogenannten Pedizellarien (Abb. 105 u. 106), können durch besondere Muskeln geöffnet und geschlossen werden, und man sieht sie oft nach allen möglichen Gegenständen schnappen. Um dies zu bemerken, muß man aber sehr sorgfältig, womöglich mit einer Lupe zusehen, denn die Zangen sind sehr klein, ihre Größe ist meist um 1 mm. Man kann verschiedene Typen von diesen Zangen unterscheiden; den einen dieser Typen werden wir später in seiner Funktion bei der Reinigung der Oberfläche des Tieres kennen lernen. Die andern Typen sind Werkzeuge zu Angriff und Verteidigung. Letztere wird besonders wirkungsvoll ausgeführt durch einen Typus, welcher als Giftzange bezeichnet wird. Bei ihm sind die Endglieder der Zangen durchbohrt, und durch das Loch mündet das Gift einer Drüse in die geschlagenen Wunden. Für den hier zu besprechenden Zweck kommen wesentlich die sogenannten Greifzangen in Betracht, die in verschiedenen Größen und Formen auftreten. Sie dienen dazu, Beute von verschiedener Größe und Gestalt zu fassen. Seesterne und Seeigel ergreifen mit ihnen nicht nur kleine Krebse, Ringelwürmer und dgl., sondern auch große Crustaceen, ja selbst Fische. Beide, Seesterne und Seeigel, pflegen bei dieser ihrer Jagd ruhig am Boden des Wassers zu sitzen, mit ausgestreckten Füßchen und Pedizellarien. Bewegt sich ein Tier in ihrer Umgebung ganz sanft und vorsichtig, so reagieren sie gar nicht auf dasselbe. Es haben manche Fische und Krebse sich sogar angewöhnt, regelmäßig zwischen den spitzen Stacheln von Seeigeln Schutz zu suchen. Kommt aber ein fremdes Tier und bewegt sich unsanft an der Oberfläche des Stachelhäuters, so packen die kleinen Zangen zu. Können nur wenige zupacken, so mag das Opfer sich noch losreißen. Jedenfalls werden durch seine Bewegungen sämtliche benachbarte Pedizellarien gereizt, und sie alle neigen sich der Stelle zu, von welcher der Reiz ausgeht. In das unglückselige Opfer schlagen sich nun Hunderte von kleinen Zangen, deren Stiele zusammen dem Zug zu widerstehen vermögen. Wie Gulliver durch die Fäden der Zwerge, so kann ein großer Fisch von einem Seestern,



Abb. 108. Lehmiger Abhang mit den Löchern der Sandlaufkäferlarven, deren eine den Kopf hervorstreckt.
Unten rechts ein erwachsener Käfer (Cicindela hybrida L.).
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

ein Heuschreckenkrebs von einem Seeigel mit Hilfe seiner zahlreichen Pedizellarien gefesselt werden. Ein besonderer Mechanismus bringt es mit sich, daß die Zangen ohne Aufwand von Muskelkraft geschlossen bleiben. Das gefesselte Tier kann zerren und reißen soviel es will, es kommt nicht los. Nach Stunden erlahmt seine Kraft, und es stirbt auf dem Rücken seines Feindes. Ist das geschehen, so wird in vielen Fällen die Beute dem Munde zugeführt, indem es von einer Pedizellariengruppe zur andern von der Rücken- nach der Bauchseite des Stachelhäuters weitergegeben wird.

Ich erwähnte schon, daß ein derartiges nahezu sessiles Leben bei räuberischen Landformen eine große Ausnahme ist. Ich will einige Fälle erwähnen, welche zeigen, daß ein ähnlicher Typus der Lebensweise bei Landtieren immerhin vorkommt. An sonnigen Abhängen, am Rand von Wegen, besonders an Sandgruben und Hohlwegen findet man bei uns häufig einen leicht beschwingten schönen Laufkäfer. Es ist das der Sandlaufkäfer oder Tigerkäfer, oder richtiger gesagt, einige Arten der mit diesem Namen bezeichneten Gattung Cicindela (Abb. 108). Sie sind eifrige Räuber und können ihre sehr spitzen weißlichen Kiefer recht empfindlich in unsere Finger zwicken. Nicht minder räuberisch sind ihre Larven, die an den gleichen Orten vorkommen wie die ausgewachsenen Käfer. Jene streifen aber nicht frei umher, sondern bewohnen enge Gänge, welche mit einem kreisrunden Loch an der Oberfläche münden. An den glatten Wänden der Gänge kann die Larve sehr behend auf und ab rutschen. Dabei dient ihr ein durch Chitinfortsätze

rauhes Polster am Rücken als Vorrichtung, um sich wider die Wand zu stemmen wie ein Schornsteinfeger im Kamin (Abb. 109). In der Nähe der Mündung ihres Ganges lauert sie mit aufgesperrten Kiefern kleinen Insekten und Spinnen auf, die sie an der Mündung erschnappt oder welche zu ihr hineinstürzen. Naht irgendeine Gefahr, so rutscht sie rasch in die Tiefe ihres Ganges hinab.

Ganz in der Nähe des Ortes, an dem wir die Tigerkäferlarve beobachtet haben, kann uns ein anderes interessantes Insekt begegnen. Es ist das die eigentümliche Larve, die man als den Ameisenlöwen bezeichnet. Wo am Waldrand oder am Hohlweg die Böschung etwas überhängt, so daß ein trockenes Plätzchen entsteht, da ist der richtige Ort für die Ansiedelung der Ameisenlöwen, wenn der Boden sandig ist oder doch aus einer feinkörnigen Erde besteht.



Abb. 109. Sandlaufkäferlarve. *A* vom Rücken gesehen, vergr. ca. 2mal; *B* von der Seite in ihrer Wohnröhre. Nat. Größe. Man beachte die Haltung und das Stemmpolster am Rücken. Orig. nach dem Leben.

Im Sande baut sich der Ameisenlöwe seinen Fangtrichter (Abb. 112). Es ist das eine trichterförmige Vertiefung, welche je nach der Größe der Larve und der Beschaffenheit des Untergrundes einen Durchmesser von wenigen Millimetern bis zu etwa 10 oder 15 cm haben kann. Der Ameisenlöwe (Abb. 110) ist eine ganz eigenartig aussehende Larve. Ihr Körper ist nach hinten kegelförmig zugespitzt; in der Mitte ist er etwa am breitesten; nach vorn läuft er wieder etwas zu, um mit dem breiten platten Kopf zu endigen. Die ersten Brustsegmente, welche an den Kopf anschließen, sind relativ schmal und nehmen sich aus wie ein Hals. Am Kopfe fallen vor allem die mächtig entwickelten Kiefer auf, welche am Innenrande gezackt sind und eine säbelartige Krümmung zeigen. Alle Körpersegmente sind mit Borsten bedeckt, welche am hinteren Teil des Körpers in Ringen angeordnet und mit ihren Spitzen nach vorn gekehrt sind.

Beobachtet man einen Ameisenlöwen, wenn er beginnt einen Trichter zu bauen, so sieht man, daß er zuckende Bewegungen mit der Hinterleibsspitze in den Sand hinein ausführt. Da die nach vorn gerichteten Borstenkränze ihn nicht wieder zurückgleiten lassen, so gerät der Körper des Tieres bei jeder zuckenden Bewegung tiefer in den Sand hinein. Ist er einmal so weit vorgerückt, daß der Kopf und Hals von den nachrollenden Sandkörnchen bedeckt wird, so macht er diese Region des Körpers immer wieder durch schnellende Bewegung vom Sande frei. Sandkörnchen und Steinchen fliegen dabei hoch in die Luft. Indem der Ameisenlöwe diese Bewegungen fortsetzt, stellt er allmählich seine trichterförmige Grube her. Sie kann oft schon in einigen Minuten fertig sein, oft braucht er aber Stunden, bis er zur Ruhe kommt.

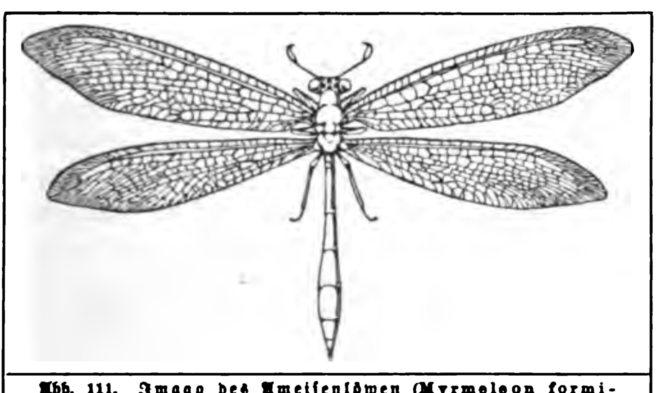
Diese Gruben sind nun an Orten angebracht, an denen allerhand kleine Insekten, Spinnen und vor allem Ameisen sich auf ihren Jagdzügen herumtreiben. Jeden Augenblick kann es vorkommen, daß ein solches Tier an den Rand der Grube gerät und deren steile Wand hinunter-

kollert. Am Boden des Trichters fällt es nun meist direkt in die weit aufgesperrten Kiefer des Ameisenlöwen. Dieser liegt vollkommen im Sand eingewühlt und streckt nur seine Kiefer hervor, die krampfhaft weit aufgesperrt sind und sich sofort über dem Opfer zusammenschlagen, das nun in der Falle gefangen ist.


Abb. 110. Larve des Ameisenlöwen (Myrmeleon formicarius L.). Von der Bauchseite gesehen. Vergr. 10 mal. Orig. nach der Natur.

Aber das ist nicht immer der Fall. Das Tier kann in eine ungeeignete Lage zu den Kiefern gekommen sein, der Ameisenlöwe hat nicht rechtzeitig zugeschnappt, oder es ist sonst etwas schief gegangen. Die Ameise macht sich dann los und beginnt wieder den Abhang hinaufzuklettern. An den steilen Wänden des Trichters kann sie aber nicht festen Fuß fassen; der lockere Sand weicht unter ihr, und mit den Sandkörnern kollert sie wieder in die Falle hinab. Ist sie aber besonders geschickt und kommt sie ein Stückchen den Abhang hinauf, dann erfolgt etwas ganz Merkwürdiges: unter ihren Schritten lösen sich Sandkörnchen los und rollen zu dem Ameisenlöwen hinab. Wenn sie auf die Oberseite seines Kopfes fallen, dann beginnt er mit den gleichen schnellenden Bewegungen, mit denen er vorher den Trichter gebaut hatte, die Sandkörner in die Höhe zu schleudern. Sie sprühen an den Wänden des Trichters hinauf, und sehr häufig trifft der Schuß die Ameise oder doch in die Nähe von ihr; Teile von der Wand des Trichters lösen sich los, und mit ihnen kollert die Ameise in ihr Verderben hinab. Nun schließen sich die Kiefer mit Sicherheit über ihr zusammen; sie wird getötet und ausgesaugt. Die merkwürdige Anpassung, welche der äußere Bau des Ameisenlöwen zeigte, offenbart sich auch in der Konstruktion seiner Freßwerkzeuge und Verdauungsorgane. Die Oberkiefer sind von einer feinen Rinne durchzogen, die nach unten durch die Unterkiefer zu einer Röhre geschlossen werden kann (vgl. Abb. 184 Bd. I S. 292). Durch diese Röhre fließt der Magensaft des Räubers in das Opfer, löst dessen Weichteile auf, und der Ameisenlöwe saugt die verflüssigte Nahrungsmasse in seinen Magen. Dieser ist sackförmig, und der Darm ist nach hinten blind geschlossen. Das Tier besitzt keinen After. Es braucht auch keinen; es nimmt ja keine unverdaulichen Substanzen auf. Im Magen lagert sich im Laufe der Zeit ein Rückstand ab, welcher hauptsächlich aus Harnsäure besteht und von dem Tier jedesmal bei seiner Häutung durch den Mund entleert wird.

Es ist naheliegend, bei dieser Schilderung an die geschicktesten Fallensteller im Tierreich zu denken, an die netzbauenden Spinnen. Sie sind ja geradezu zu sessilen Tieren geworden, indem sie den größten Teil ihres Lebens, auf Beute lauernd, in der Mitte ihres Netzes oder in einem nahe gelegenen Versteck zubringen. So unterscheiden sie sich wesentlich in ihrer Beweglichkeit, in Bau und Funktion ihrer Sinnesorgane usw. von ihren freibeweglichen Verwandten, den umherschweifenden


Abb. 111. Imago des Ameisenlöwen (Myrmeleon formicarius L.). Vergr ca. 1½ mal. Orig. nach der Natur.

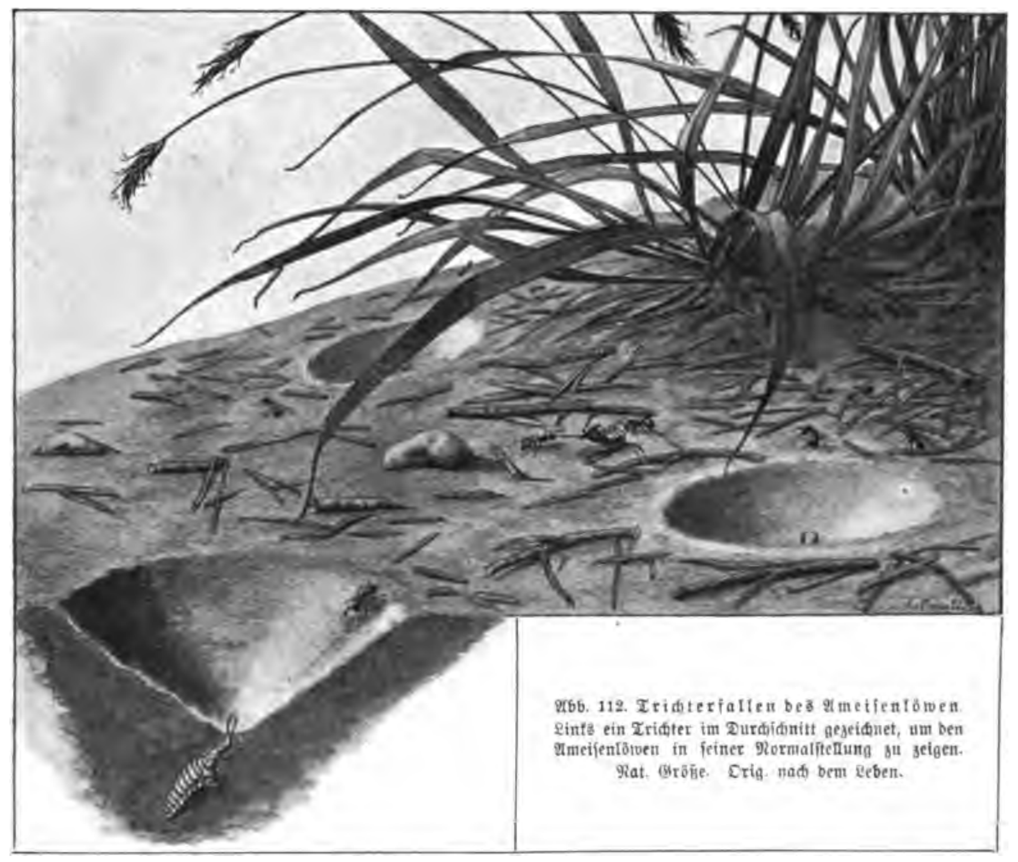


Abb. 112. Trichterfallen des Ameisenlöwen. Links ein Trichter im Durchschnitt gezeichnet, um den Ameisenlöwen in seiner Normalstellung zu zeigen. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

Wolfspinnen (Lycosidae), den Springspinnen (Salticidae) usw. Wir wollen an dieser Stelle Netzbau, Lebensweise und Organisation der Spinnen in ihren Zusammenhängen betrachten.

Es ist äußerst lehrreich, einer Kreuzspinne beim Neubau ihres Fangnetzes zuzuschauen. Niemals baut sie auf das Geratewohl, stets ist ihr Bauplatz sorgfältig ausgesucht, meist stellt sie ihre Falle an einem beliebten „Wechsel" der luftbewohnenden Insekten auf. Wege, die durch Wald oder Gebüsch führen, Lücken in der Vegetation, Zwischenräume zwischen Planken, Fensteröffnungen bieten ihr die geeignetsten Örtlichkeiten; nicht selten befindet sich das Netz vor einer Wasserfläche, vor einem Holzstoß, einem Haufen verwesender Körper oder sonst einem Gegenstand, welcher für zahlreiche Insekten anlockend wirkt. Die Spinne verfährt also nicht anders als etwa ein Neger oder Indianer oder sonst ein Fallensteller, der auf größeres Wild jagt.

Bei der Schilderung der Bautätigkeit der Kreuzspinne wollen wir uns eng an die Darstellung des vortrefflichen ungarischen Spinnenforschers Hermann anschließen. In der Regel besteigt die Spinne, um den Netzbau zu beginnen, einen erhöhten Gegenstand, den oberen Teil des Fensterrahmens, einen über den Weg ragenden Ast oder sonst einen geeigneten Ausgangspunkt; dort preßt sie ihr Hinterleibsende mit den Spinnwarzen wider den betreffenden Gegenstand und klebt damit das Ende eines sich entwickelnden Fadens fest. Indem sie diesen Faden verlängert, läßt sie sich senkrecht auf den Boden oder einen ihrem Ausgangspunkt gegenüber befindlichen Gegenstand herab. Ihr eigenes Gewicht ist es, welches das Material des Fadens aus ihren Spinnwarzen hervorzieht. Unten angelangt, klebt sie diesen ersten Faden fest; sie benutzt ihn nun als Kletterseil, um zu ihrem Ausgangspunkt

zurückzukehren. Während des Hinaufsteigens spinnt sie einen zweiten Faden. Solange dieser Faden frisch und klebrig ist, würde er leicht mit dem ersten Faden verschmelzen; die Spinne verhütet dieses, indem sie die Trittkralle des einen Hinterfußes immer zwischen den neuen und den alten Faden hält. Ist sie oben angelangt, so bewegt sie sich auf dem Aste ein Stückchen zur Seite und befestigt den Faden, der also in der Regel länger ist als der erste, in einem gewissen Abstand von dem ersten Ausgangspunkt. Damit hat sie für ihr Netz die dreieckige Grundlage geschaffen. Je nach der Örtlichkeit wird dieselbe auch in Trapezform angelegt. Die Stränge werden oft durch Zufügung von weiteren, mit ihnen verklebten Fäden verstärkt. Nun baut sie in dies Dreieck zunächst den Rahmen des eigentlichen Fangnetzes, und zwar stellt sie denselben her, indem sie die Schenkel des Dreiecks durch Querfäden verknüpft, welche durch weitere, nach außen gezogene Fäden die nötige Spannung erhalten. Auf diese Weise stellt die Spinne einen polygonalen Rahmen her, welchen sie dadurch verstärkt, daß sie die Fäden desselben verdoppelt, verdreifacht oder noch stärker macht (Abb. 113 A).

Wenn die Spinne ihren Bau an einem sehr isolierten Punkte beginnt, so benutzt sie manchmal eine Methode, die ihr gelegentlich auch zur Flucht und Rettung über Abgründe und Gewässer dient. Bei Wind stößt sie aus ihren Spinnwarzen Fäden aus, die vom Luftzug erfaßt und ausgezogen werden. Der Zufall bringt sie in Verbindung mit einem entfernten Gegenstand, an dem sie hängen bleiben. So wird die Brücke gebildet, die zum Hinüberwandern, eventuell auch als erster Ausgangspunkt für den Netzbau dient.

Sobald der Rahmen fertig ist, begibt sich die Baumeisterin etwa in die Mitte des obersten Horizontalfadens, von dort läßt sie sich senkrecht nach unten herunter, und stellt damit den ersten Faden des eigentlichen Fangnetzes her (Abb. 113 A). Sie kehrt auf diesem Faden bis etwa in seine Mitte zurück, das ist der Punkt, welcher nun zum Mittelpunkt des ganzen Radnetzes werden soll. Hier zieht sie mit ihren Hinterfüßen ganze Büschel von Fäden aus den Spinnwarzen und macht aus denselben eine Art von verfilzter Fläche, welche später für sie den Ruhepunkt bildet, an welchem sie auf ihre Beute lauert. Und nun beginnt sie die Speichen des Rades zu bauen. In der Regel beginnt sie, indem sie auf dem Zentralfaden wieder nach oben steigt und dabei einen neuen Faden spinnt; den befestigt sie, indem sie ihn in einem spitzen Winkel zu dem Zentralfaden ausspannt. Auf dem neuen Faden kehrt sie zum Mittelpunkt zurück und spannt nun einen Faden nach unten, der den Mittelpunkt mit dem Rahmen verbindet. Und nun fährt sie fort, indem sie immer abwechselnd einen Faden nach oben spannt und sodann einen nach unten (Abb. 113 B). Auf diese Weise bleibt das Netz immer straff ausgespannt, und wenn einmal ein Faden nicht straff genug sein sollte oder durch die weitere Bautätigkeit an Straffheit verliert, so spannt ihn die Spinne durch besondere Hilfsfäden, wie sie in der Abb. 113 B bei x und y angegeben sind, von neuem. Um dem Netz genügend Halt zu geben, werden alle Speichen aus Doppelfäden gebaut, d. h. die Spinne kehrt jedesmal auf einem frisch gespannten Radius zurück und läßt den bei dieser Wanderung entstehenden Faden mit dem vorhergezogenen verschmelzen.

Hat die Spinne zunächst einmal genug Speichen gebaut, so kehrt sie zum Mittelpunkt zurück und beginnt nun einen langen Spiralfaden zu spinnen, indem sie vom Mittelpunkt ausgeht, in einer allmählich sich erweiternden Spirallinie von Speiche zu Speiche steigt, und dabei jedesmal die benachbarten Speichen durch den Faden miteinander verbindet.

Dabei sieht man, wie verschiedenartige Dienste der Spinne die Beinpaare zu leisten vermögen. Hermann beschreibt das folgendermaßen: beim Bau des Spiralfadens „dient das erste Fußpaar als Meßinstrument, vermittels welchem sie die Abstände der Spiralen bestimmt, mit Hilfe des zweiten und dritten Paares geht sie von Speiche zu Speiche, das vierte

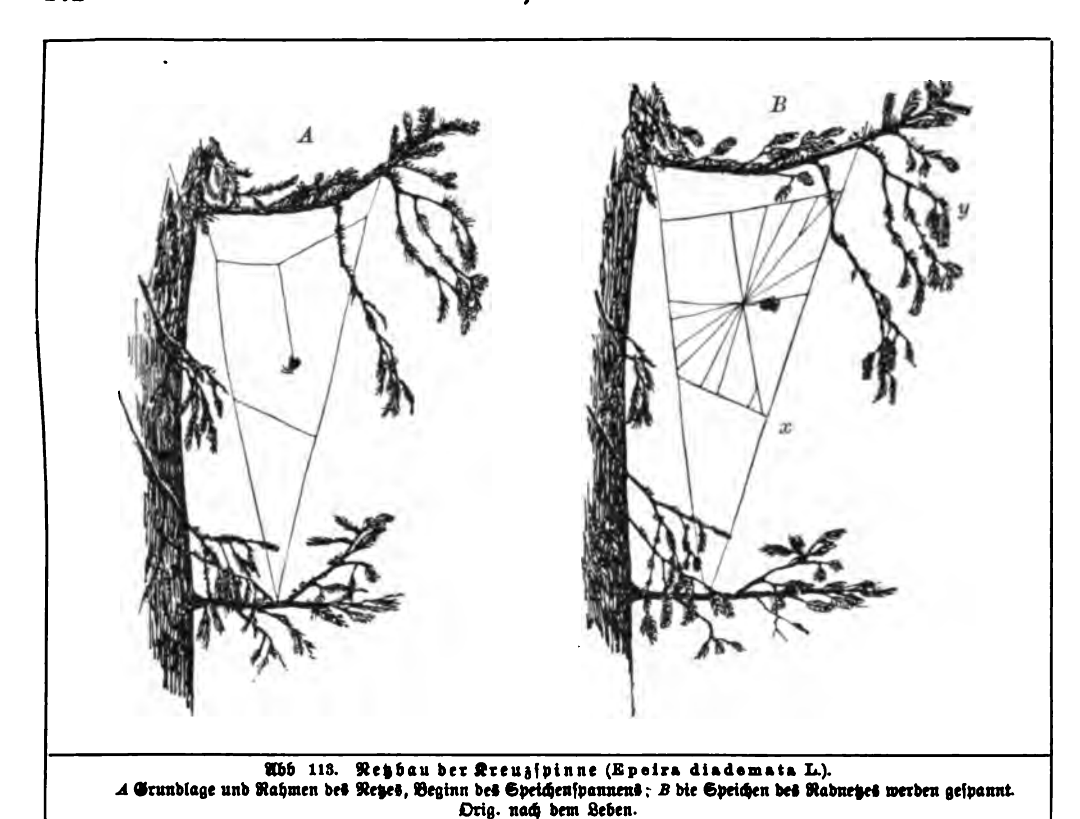


Abb 113. Netzbau der Kreuzspinne (Epeira diademata L.).
A Grundlage und Rahmen des Netzes, Beginn des Speichenspannens; B die Speichen des Radnetzes werden gespannt.
Orig. nach dem Leben.

Fußpaar leistet durch Fadenziehen und -knüpfen, welch letzteres unendlich interessant ist, seine Dienste. Von Speiche zu Speiche gehend, zieht sie nämlich mit dem vierten Fußpaar den Faden aus den Spinnwarzen, auf die Art, daß sie abwechselnd bald mit dem einen und dem anderen Fuße sich den Spinnwarzen nähert, damit sie den Faden weiter entwickle, d. h. herausziehe. Mit dem Entwickeln bis zur nächsten Speiche angelangt, drückt sie mit dem einen Fuße des nämlichen vierten Paares den Faden ein wenig nieder, mit dem anderen Fuße dagegen knüpft sie denselben mit Hilfe des Druckes der Einschlagklauen an die Speiche (vgl. Abb. 114). Der Faden ist also infolge des dem Knüpfen vorangehenden Niederdrückens nicht gespannt, sondern locker, und diese Lockerheit der Spiralfäden ist auf dem ganzen Netze so gleichmäßig, daß sie unter dem Einflusse des Lüftchens insgesamt gleichmäßig geschwellt werden. Es ist zu bemerken, daß diese Schneckenlinie doppelt ist, denn gelegentlich des Aufbruches aus dem Mittelpunkte zieht sie die Fäden in doppelter Distanz." Damit will er sagen, daß die Spinne zuerst eine ziemlich weite Spirale baut, indem sie vom Mittelpunkt ausgehend, ihre Umgänge mit relativ weitem Abstand macht. Sodann beginnt sie von außen mit einer Spirale, deren Umgänge sie zwischen diejenigen der ersten legt. Diese letztere ist der wichtigste Teil des Fangnetzes und besteht aus einer besonderen Art von Fäden. Die erste von innen gezogene Spirale wird meist nach dem Bau der neuen wieder zerstört. Außer dem Fangnetz baut die Spinne noch einen Wohnraum, ein Versteck aus zusammengewebten Blättern, in welchem sie sich hauptsächlich aufhält. Manche Epeiriden brechen nach vollendetem Bau das Zentrum der Spirale wieder ab, so daß dort ein freier Raum entsteht, andere, wie eben die Kreuzspinne, weben dort eine unregelmäßige festere Fläche, welche sie oft als Aufenthaltsort benutzen. Dieser Mittelpunkt des Netzes ist stets aus nicht klebrigen Fäden gefertigt. Eben

solche trockne Fäden setzen auch die an das Ruheplätzchen angrenzenden ersten Spiralumgänge im Netz zusammen.

Vielfach ist das Dreieck, in welches das Netz hineinkonstruiert wird, von sehr beträchtlichen Dimensionen, man hat solche Rahmen von einer Höhe bis zu 10 m beobachtet, dabei kann das Netz selbst etwa ganz nahe über dem Grasboden angebracht sein, während die Spinne selbst sich 10 m höher in der Baumkrone aufhält. Außer in der Größe variiert das Netz auch etwas im Bau, und vor allem können wir bemerken, daß die Spinne nicht immer genau in der gleichen Weise und in der gleichen Aufeinanderfolge der Verrichtungen die Arbeit ausführt.

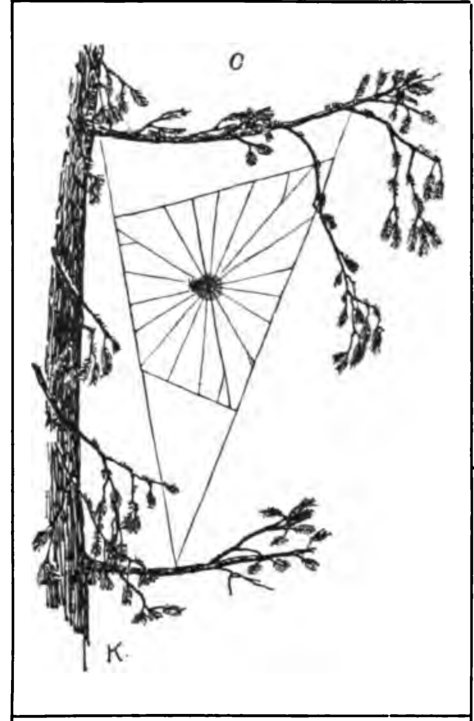


Abb. 113. Netzbau der Kreuzspinne. C die Spinne beginnt den Spiralfaden zu ziehen. Orig. nach dem Leben.

Ein solches Netz dient also als Insektenfalle. Die straff gespannten Fäden stellen entweder das Gerüst des Ganzen dar, so vor allem die Speichen des Rades, der Rahmen und die wichtigsten Befestigungsfäden; sie bestehen aus einer besonderen Fadensorte, die aus besonderen Spulen der Spinnwarzen hervortreten. Es sind also, wie wir gleich sehen werden, besondere Drüsen, welche sie produzieren. Diese Fäden sind relativ stark und trocken, d. h. sie erhärten sehr bald, nachdem sie aus den Spinnwarzen hervorgetreten sind. Ein Teil dieser trockenen Fäden stellt auch eine Art von Telegraphenleitung dar oder besser gesagt, einen Klingelzug, durch welchen der Spinne Vorgänge signalisiert werden, welche sich an dem Netz ereignen. Und zwar wird die Aufmerksamkeit der Spinne durch die Erschütterungen erregt, welche sich an den Spannfäden fortpflanzen. So erfährt z. B. eine Spinne, die sich in der Krone eines Baumes ihre Wohnung eingerichtet hat, durch die Erschütterungen der Fäden, welche ihren Schlupfwinkel mit dem am Boden befindlichen Netze verbinden, die Ankunft eines als Beute geeigneten Insektes im Bereich des Netzes. Ein Insekt, eine Fliege oder ein Schmetterling, welcher durch die klare Luft dahingaukelt, gerät auf seinem Wege von einer Blume zur andern in die gefährliche Falle. Dabei kommt es in Berührung mit den Fäden der zweiten Spirale, deren Anlage wir vorhin ausführlich beschrieben haben. Diese Fäden, die nur lose gespannt sind, sehen unter dem Mikroskop ganz anders aus als die straffgespannten Fäden; während letztere einfach und glatt aussehen, sind die schlaffen Fäden mit lauter feinen Tröpfchen besetzt; sie sind feucht und klebrig (Abb. 114). Sie kommen aus ganz anderen Drüsen als die straffen Fäden, und sie haben auch eine andere Bedeutung in der Biologie der Spinne. Sie sind die Fangfäden, in welche sich die Insekten im Netze des Räubers verstricken. Man hat berechnet, daß auf den klebrigen Fäden eines großen Spinnennetzes 120000 Tröpfchen von gleicher Größe und in ganz regelmäßigem Abstande sich befinden. Die Regelmäßigkeit der Anordnung ist aber nicht durch Lebensfunktionen der Spinne bedingt; die Fäden stellen in frischem Zustande eine einheitliche schleimige Masse dar, an der nach physikalischen Gesetzen Faden und Tröpfchen sich sondern. Eine Wiederholung dieses Vorgangs können wir am gleichen Spinnennetz be-

obachten, wenn an einem Herbstmorgen die feinen Tautropfen sich ebenso gleichmäßig anordnen. Sie, die uns die Spinnennetze an Stellen, an denen sie ganz verborgen schienen, so auffällig machen, sind natürlich viel größer als die Klebtröpfchen.

Der Schmetterling oder die Fliege, welche in das Netz geraten sind, versuchen alsbald durch heftige Bewegungen sich zu befreien. Dabei geraten sie in Berührung mit immer mehr Fangfäden, die feinen Häkchen und Borsten und sonstigen Fortsätze, welche sich an vielen Stellen des Insektenkörpers befinden, werden den Tieren zum Verderben. Das Opfer verstrickt sich immer unrettbarer in das Fadenwerk der Falle. Seine Befreiungsversuche erschüttern das luftige Bauwerk aufs heftigste. Viele Fäden reißen ab, schlingen sich aber alsbald um den Körper des Gefangenen.

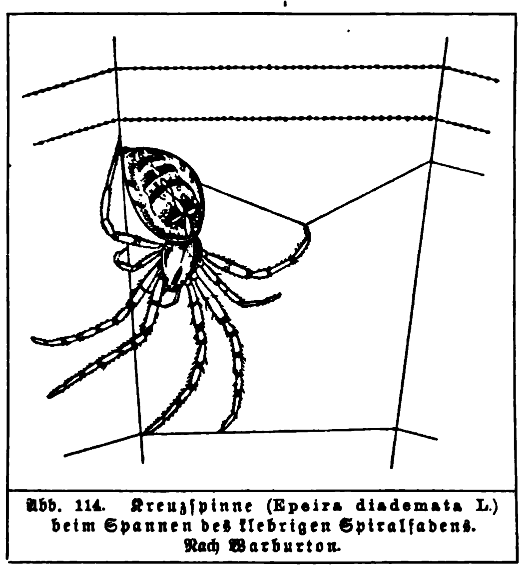


Abb. 114. Kreuzspinne (Epeira diademata L.) beim Spannen des klebrigen Spiralfadens. Nach Warburton.

Mittlerweile aber haben die auf den Spannfäden fortgepflanzten Erschütterungen die Herrin des Netzes von dem Erfolg ihrer Fallenstellerei benachrichtigt. Sie eilt mit großer Behendigkeit herbei, um die Beute zu sichern und zu verhüten, daß das Netz allzusehr beschädigt werde. Ein größeres Insekt wird mit größter Eile umsponnen, und zwar verfährt die Spinne dabei in sehr einfacher Weise, sie klebt die Enden zahlreicher Spinnfäden an die Beute an, indem sie ihr Hinterleibsende wider eine beliebige Stelle des Insektes preßt. Dann zieht sie die Fäden ein Stück weit heraus und beginnt das gefangene Tier mit Hilfe des dritten und vierten Fußpaares, so schnell sie kann, herumzuwirbeln. Wie ein breites Band strömen dann die Fäden aus sämtlichen Spinnwarzen hervor. „In kaum drei Sekunden wird die verhältnismäßig starke Beute so umwickelt, daß sie unfähig wird, sich zu bewegen."

Während dieses Vorganges macht die Spinne auch Gebrauch von ihrem Gift, das gebissene Tier stirbt nach wenigen Sekunden. Ein Schmetterling oder eine größere Fliege werden an Ort und Stelle, da wo sie ins Netz geraten waren, ausgesaugt. Kleine Insekten werden auf den Ruheplatz im Mittelpunkt des Rades oder gar in die Wohnung geschleppt, um dort ausgenützt zu werden.

Die Skelette der Opfer werden von der Spinne sorgfältig aus dem Netze entfernt. Dabei beißt sie Fäden ab und knüpft neue an, sie stellt die gestörte Spannung wieder her und bringt auch neue Fangfäden an. Ein Netz, welches schon seit längerer Zeit in Gebrauch ist, läßt vielfach die ursprüngliche regelmäßige Grundlage nur mehr in Spuren erkennen. Wenn Tiere in das Netz geraten, welche als Beute für die Spinnen zu groß und stark sind, so eilt die Spinne geschäftig herbei und beißt selbst die Fäden ab, in welchen das Tier hängen blieb. So beschleunigt sie selber die Befreiung der unwillkommenen Beute. Das ist stets der Fall, wenn solche Insekten in das Netz geraten sind, welche über Giftstacheln oder mit Giftdrüsen versehene Beißwerkzeuge verfügen. Doch können die Spinnen Tiere überwältigen, welche ihnen an Körpergröße ganz bedeutend überlegen sind. Daß die Spinnen an ihren klebrigen Netzfäden nicht hängen bleiben, verdanken sie nach Fabre wahrscheinlich einem öligen Drüsensekret, welches ihre Körperoberfläche einschmiert; vor allem aber wohl ihren vorsichtigen Bewegungen.

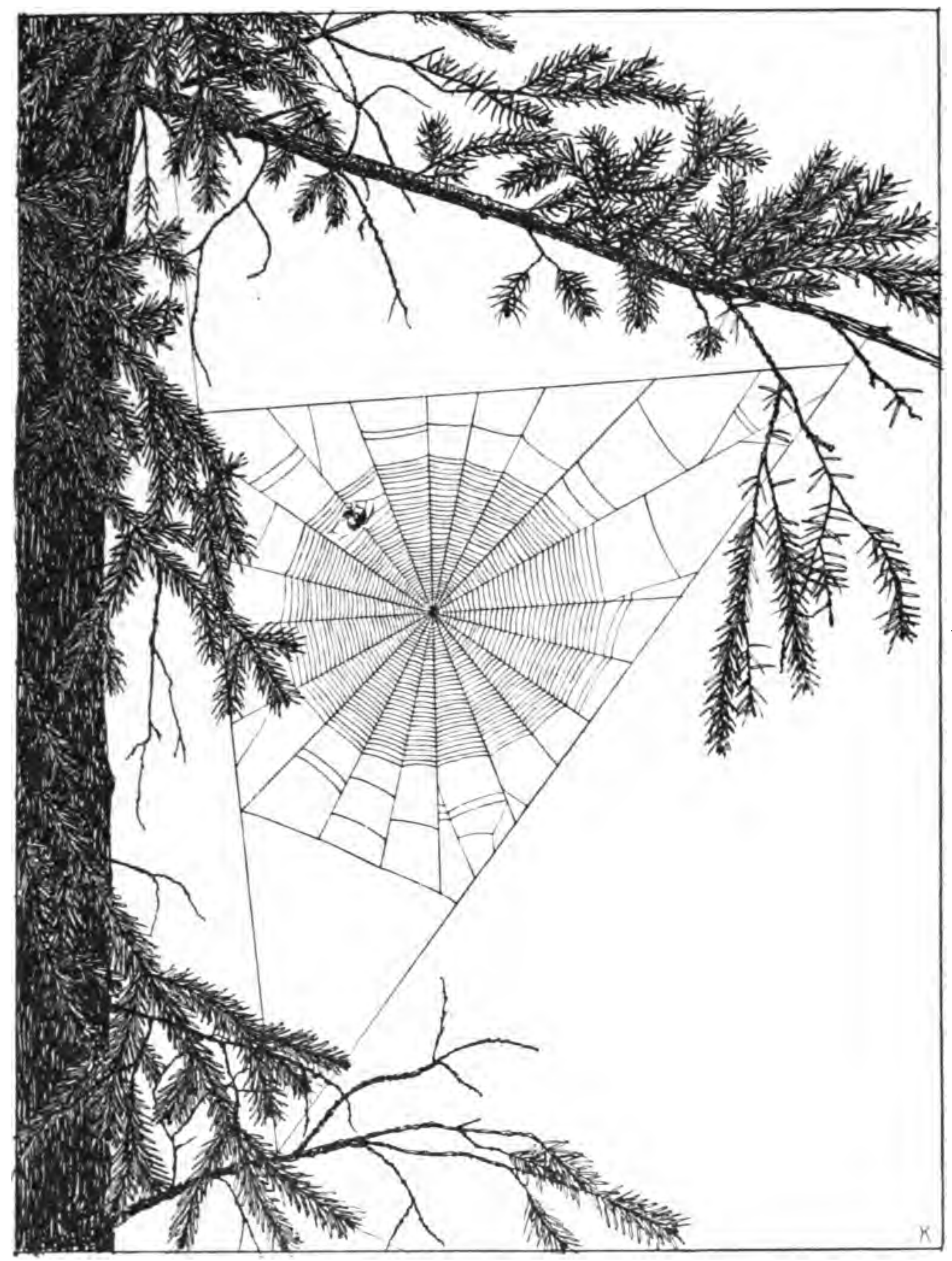


Abb. 115. Älteres, schon repariertes Netz der Kreuzspinne (Epeira diadomata L.) zwischen den Ästen einer Kiefer. Im Netz gefangenes Insekt und dabei die Spinne zur Veranschaulichung der Größenverhältnisse. Verkl. ca. 1/13 mal. Orig. nach der Natur.

Das Radnetz ist die höchstausgebildete Form unter den von Spinnen errichteten Tierfallen. Wir wollen außer diesem noch einige andere Netzformen kennen lernen. Die primitivste Bauweise ist bei denjenigen Spinnen verbreitet, welche wir als die inäquitelen bezeichnen. Sie bauen eigentlich nur ein unregelmäßiges Fadengewirre.



Abb. 116. Netz einer Trichterspinne im Gras ausgespannt Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Ihnen schließen sich Spinnen an, welche als Schlingennetzknüpfer (Retitelariae) bezeichnet werden. Sie bauen ein sogenanntes Segelnetz. Das Segelnetz besteht aus einem konkav gewölbten meist horizontal ausgespannten Teil, welcher filzartig gewebt ist. Dieser Teil wird in straffer Spannung erhalten durch eine größere Anzahl von Fäden, welche das frei in der Luft schwebende Segel mit Gegenständen verbinden, die sich oberhalb und unterhalb von ihm befinden. Es sind dies straff gespannte Fäden, welche glatt sind, dazwischen befinden sich die klebrigen eigentlichen Fangfäden. Die Spinne sitzt an der unteren Seite des gewölbten Segels und lauert dort auf die Beute.

Nicht sehr verschieden in der Grundanlage vom Segelnetz sind die Zwergnetze der Theridiiden. Bei ihnen ist das Segel durch ein kleines Bündelchen von Holzstückchen und Blättern, Tannennadeln usw. ersetzt, von dem aus die Spannfäden nach oben und unten ausgehen. Aus diesen verschiedenen Fremdkörpern ist eine kleine glockenförmige nach unten offene Wohnung für das Tier hergestellt. Hermann hat in sehr anschaulicher Weise den Bau dieser Zwergnetze geschildert; und jeder von uns hat wohl gelegentlich eine solche Spinne bei ihrer Bautätigkeit beobachtet. Man sieht das Tier sich an einem Faden auf den Erdboden niederlassen, dort ein Hölzchen oder Blättchen ergreifen und dann an dem gesponnenen Faden wieder zum Neste zurückklettern, indem es den Kletterfaden gleichzeitig

mit Vorderfüßern und Tastern aufhaspelt. Den ergriffenen Gegenstand hat die Spinne vorher an einem der Hinterbeine mit einem kurzen Fädchen angeklebt. Der glocken- oder röhrenförmige Wohnraum des Tiers ist oft auch von feinen Steinchen umhüllt, welche das ganze Netz durch ihr Gewicht straff erhalten. In dem Rohr kommt auch die junge Brut zur Entwicklung.

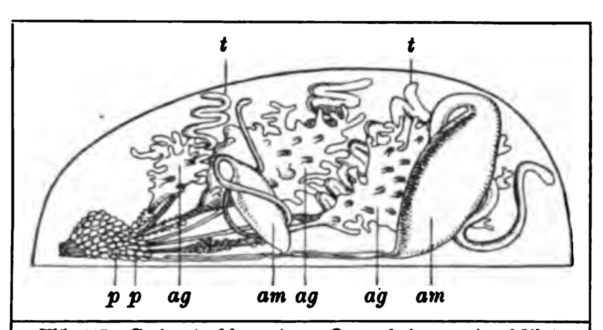


Abb. 117. Spinndrüsen einer Kreuzspinne (eine Hälfte). *am* ampullenförmige Drüsen, *ag* baumförmige Drüsen, *t* röhrenförmige Drüsen, *p* beerenförmige Drüsen. Stark vergr. Nach Apstein.

Zu den auffallendsten Spinnenbauten gehören die Netze der Röhrenspinnen, sie sind dadurch ausgezeichnet, daß außer einem Fangapparat eine röhrenförmige Abteilung an ihnen vorhanden ist, welche der Spinne als Wohnung und Ruhestätte dient. Das bestbekannte Beispiel aus dieser Gruppe stellt das sehr kunstvoll gewebte Netz der gewöhnlichen Hausspinne (Agelena labyrinthica) dar. Dieses Tier, gegen welches besonders in ländlichen Gegenden die Hausfrauen einen unablässigen Kampf führen müssen, baut in den Wohnungen an schattigen Orten, gewöhnlich in den Winkeln der Wände oder der Decke, ihr eckbrettartiges Netz. Es besteht aus einem dreieckigen, dem Segel der Segelnetze entsprechenden Teil, welcher durch Spannfäden mit der Decke und den Wänden verbunden ist, am hinteren Teil des Netzes gegen die Wand zu setzt es sich in eine mehr oder minder lange Röhre fort. Die Hausspinnen bauen in ihrer Jugend ein kleines Netz und vergrößern dasselbe während ihres Wachstums. Man hat Netze der Hausspinne beobachtet, welche mehr als drei Quadratdezimeter maßen. Zwischen dem Netz und den Wänden sind außer den Spannfäden auch Fangfäden angebracht. Das Netz selbst und die Röhre bestehen aus filzartigem Gewebe, welches über eine Grundlage aus zarten Fäden gebreitet wird.

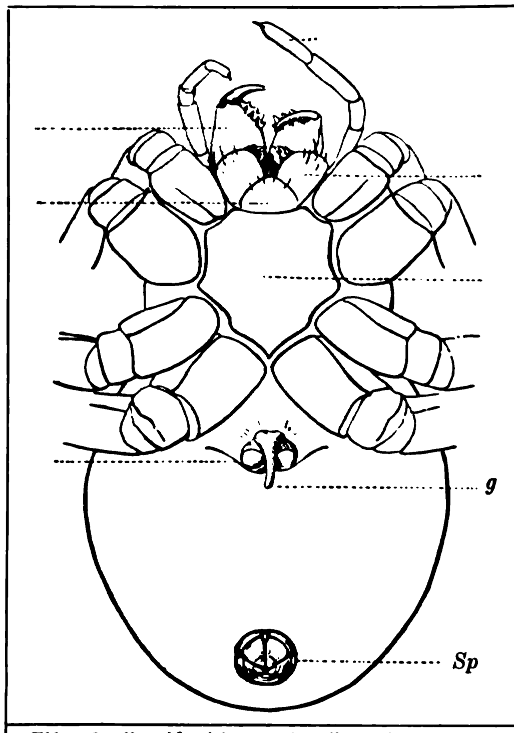


Abb 118. Umrißzeichnung der Unterseite einer Kreuzspinne. *Sp* Spinnwarze, *g* Geschlechtsöffnung. Nach Kükenthal.

Ganz eng schließt sich dieser Bauart die Konstruktion jener Spinnennetze an, welche wir im Hochsommer und Herbst oft in ungeheuren Mengen am Boden, auf Wiesen und Heiden oder im Gebüsch, im Glanze der anhaftenden Tropfen des Morgentaues schimmern sehen. Es sind das die Trichternetze, von denen wir eine charakteristische Abbildung auf S. 176 geben. Die Trichter dieser Netze sind zwischen Grashalmen und Ästchen ausgespannt und setzen sich nach oben in Spann- und Fangfäden fort. Nach unten verschmälert sich der Trichter allmählich, um sich schließlich ziemlich plötzlich zu

der Wohnröhre zu verengern, welche zwischen den unteren Teilen der Pflanzen verläuft; hier lauert die Spinne auf die Beutetiere, die sich oben im Netzwerk fangen.

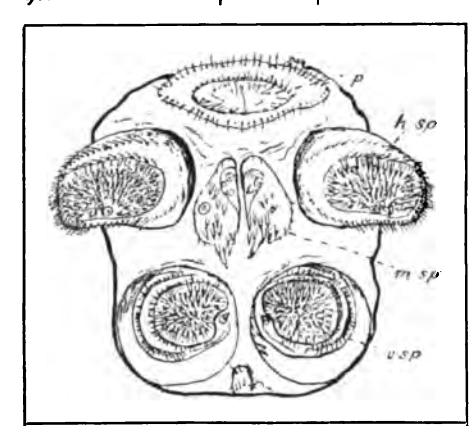


Abb. 119. Spinnwarzen der Kreuzspinne. *p* Höcker hinter den Spinnwarzen, unter welchem der After mündet, *h sp* hintere, *m sp* mittlere, *v sp* vordere Spinnwarzen. Nach Emerton aus Dahl.

Ein ähnliches Netz baut auch die Brasilianische Spinne Epeirion bahiensis, welche ihr dreieckiges Netz bei Sonnenaufgang abtakelt, zusammenlegt und davonträgt, um im Schatten die inzwischen gefangene Beute zu verzehren. Dieses Tier soll abends sein Netz wieder ausspannen und befestigen.

Wir benützen die Gelegenheit, um in Kürze die zum Netzbau wichtigsten Organe der Spinnen zu besprechen. Ein großer Teil des meist stark entwickelten Hinterleibs der Weibchen ist von den Spinndrüsen erfüllt. Diese Drüsen münden auf den Spinnwarzen (Abb. 118—120). Das sind 2—3 Paar Erhebungen, oft auch gegliederte Fortsätze, am Hinterende des Abdomens; auf jeder dieser Spinnwarzen münden eine ganze Anzahl von Röhrchen oder Spulen, welche je mit einer Spinndrüse in Verbindung stehen. Solcher Röhrchen sind es z. B. bei der Kreuzspinne im ganzen etwa 6—700. Die Spinndrüsen sind oft sehr untereinander im Bau verschieden. Sie können auch ganz verschiedene Fäden liefern. Die oben beschriebenen trocknen und klebrigen Fäden der netzbauenden Spinnen kommen aus verschiedenen Drüsen und für die Umhüllung der Eipakete, für die Kokons, wird oft eine besondere Sorte von Spinnseide produziert. Die verschiedenen Sorten können sogar in der Farbe voneinander sehr abweichen. Bei den Kreuzspinnen gibt es unter den vielen hundert Spinndrüsen fünf verschiedene Sorten, welche fünf verschiedene Qualitäten von Spinnseide produzieren. Sie sind in Form und Dimensionen sehr voneinander abweichend, wie ein Blick auf Abb. 117 zeigt. Bei den einzelnen Arten ist also die Entwickelung der Spinndrüsen und im Zusammenhang damit auch der Spinnwarzen sehr verschieden. Die kompliziertesten Spinnapparate haben die Epeiridae, die Rad- oder Kreuzspinnen.

Die Fäden der Spinnen sind nicht, wie oft angenommen wird, aus vielen hundert feiner Fäden zusammengesetzt; sie sind überhaupt nicht miteinander verflochten oder verwoben. Die Abbildung 120 zeigt an den Spinnwarzen einige wenige größere und viele kleine Spinnröhrchen. Bei den gewöhnlichen Fäden werden nun nur die Produkte der großen Röhrchen (a) des vordersten Spinnwarzenpaares verwandt; sie sind also aus zwei Teilfäden zusammengesetzt, die leicht voneinander getrennt werden können. Aber beim Beginn des Spinnens, wenn der Faden an der Unterlage verankert wird, geben die benachbarten Röhrchen eine Unmenge kleiner Fäden ab, die aber gleich endigen

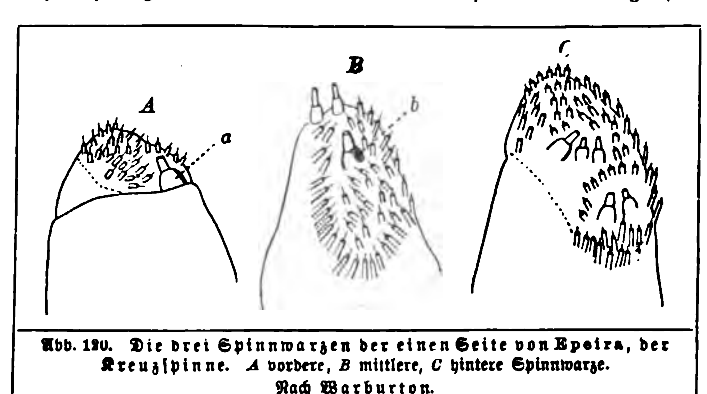


Abb. 120. Die drei Spinnwarzen der einen Seite von Epeira, der Kreuzspinne. *A* vordere, *B* mittlere, *C* hintere Spinnwarze. Nach Warburton.

und keinen Anteil an dem lang ausgezogenen Faden haben. Die Fadenmassen aus den kleinen Röhren sind es auch, mit denen in der oben (S. 174) geschilderten Weise, gefangene Insekten in breite Seidenbänder eingewickelt werden. Die Röhre b (Abb. 120 B) der mittleren Spinnwarzen hilft mit, wenn stärkere Fäden beim Bau gebraucht werden; solche sind dann vierteilig. Die drei größeren Röhrchen in der Mitte der hinteren Spinnwarzen (Abb. 120 C) liefern die klebrigen Fäden, die zwei am Ende der mittleren, sowie die zwei an der Basis der hinteren Warzen, liefern die Fadenmasse, in der die Eikokons eingewickelt werden. Letzteres Produkt ist hart und fest und bei der Kreuzspinne gelb gefärbt. Schon seit fast 200 Jahren hat man immer wieder versucht, die großen Mengen von Seidenfäden, welche die Spinnen produzieren, industriell auszunützen. In manchen Ländern waren die Eingeborenen schon lange darauf gekommen, die Seide der großen in allen Tropen vorkommenden Spinnen aus der Gattung Nephila und ihrer Verwandtschaft aus den Spinndrüsen abzuhaspeln und zu verwenden. Neuerdings hat man z. B. in Madagascar in etwas größerem Stil die Seide von Nephila madagascariensis Vins. auszunützen begonnen. Auf Weltausstellungen sah man öfter Proben von Spinnenseide und aus solchen gewebte Handschuhe usw. Doch scheint sich nirgends eine größere Industrie entwickelt zu haben.

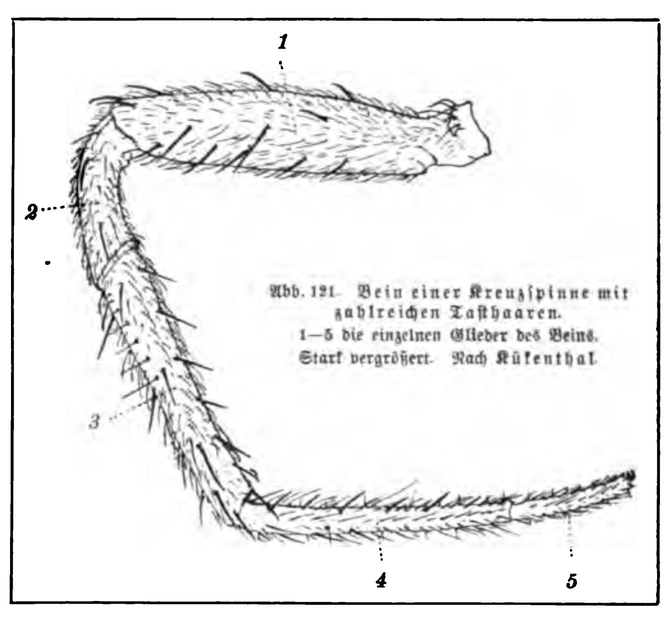


Abb. 121. Bein einer Kreuzspinne mit zahlreichen Tasthaaren. 1—5 die einzelnen Glieder des Beins. Stark vergrößert. Nach Kükenthal.

Der ganze Bau der Netzspinnen steht in engster Beziehung zu der Methode, mit der sie sich ihrer Nahrung bemächtigen. Die Gleichgewichtsverhältnisse des Körpers, die Zartheit und Länge der Beine sind bedingt durch das Leben auf dem zarten Netzwerk. Dem entspricht auch die hohe Empfindlichkeit ihres Tastsinnes für Erschütterungen aller Art (vgl. Abb. 121). Ihre Gebundenheit an das Netz spricht sich aus in ihrer relativ ungewandten Bewegung am Boden und in der nicht sehr hohen Ausbildung ihres Gesichtssinns. Wie ganz anders sind in diesen Beziehungen die Wolfsspinnen (Lycosidae) und Springspinnen (Salticidae) ausgestattet, mit ihrem schlanken Körperumriß, ihren kräftigen Beinen und ihren z. T. mächtig entwickelten Augen (vgl. Abb. 123).

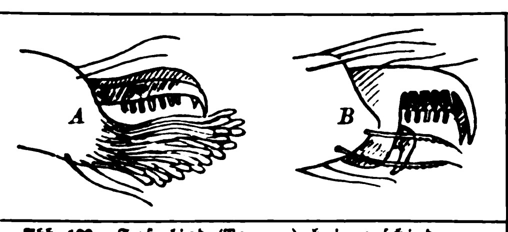


Abb. 122. Fußglied (Tarsus) bei verschiedenen Spinnenarten, etwas schematisch dargestellt. *A* von einer Springspinne; versehen mit einer „Scopula", d. h. einem Bündel klebriger, geknöpfter Haare, welche das Festheften an glatten Flächen vermitteln. *B* von einer Radnetzspinne, die eigenartigen Klauen und Stacheln dienen teils zum Weben des Netzes, teils zum Klettern auf dessen Faden. Nach Warburton.

Die Spinnen sind also ähnlich wie die Ameisenlöwen und andere Fallensteller Beispiele dafür, daß Tiere, wenn sie auch eine oder die andere Eigenschaft typischer Raubtiere aufgeben, dennoch durch extreme Entwicklung anderer Eigenschaften oder durch Ausbildung von Sonderanpassungen ihren Raubtiercharakter vollkommen erhalten können.

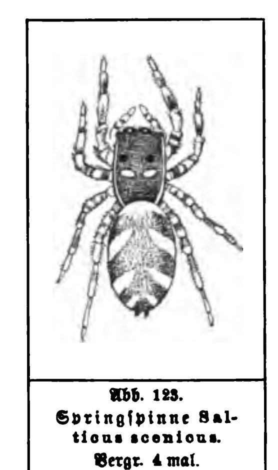


Abb. 123. Springspinne Salticus scenicus. Vergr. 4 mal. Nach Warburton.

Spinnfähigkeit und Spinndrüsen sind übrigens bei wirbellosen Tieren weit verbreitet. Bei Schmetterlingsraupen, Hymenopterenlarven, den wenigen Käferlarven, die über sie verfügen, Neuropteren und einigen Dipteren dient das Gespinst nur zur Anfertigung von Kokons; bei amphipoden Krebsen, Anneliden zum Bauen von Wohnröhren; ähnliches ist der Fall bei Phryganidenlarven. Schnecken, Raupen, einige Fliegen usw. spinnen Fäden, an denen sie sich von einem Gegenstand durch die Luft herablassen. Einige wenige Tiere benützen aber Drüsenprodukte in einer ähnlichen Weise wie die Spinnen zum Bau von Tierfallen. Merkwürdigerweise handelt es sich dabei um Wasserbewohner. Die eigenartige Röhrenschnecke Vermetus spinnt aus Schleim einen Schleier, in dem sie Planktontiere fängt, die sie dann mit dem Schleier verschluckt. In fließendem Wasser lebende Trichopterenlarven bauen ein eigenartiges Fangnetz, in dem sie von der Strömung zugetriebene Beute fangen. Wesenberg-Lund hat neuerdings diese merkwürdigen Bauten, die früher von Fritz Müller, Thienemann u.a. schon beobachtet worden waren, genauer untersucht.

Es gibt eine ganze Anzahl von Arten aus verschiedenen Familien der Trichopteren, welche solche Fangnetze bauen; die Larven dieser Arten gehören zu jenen, die man wegen ihrer Ähnlichkeit mit niederen Insekten kampodeoide Larven genannt hat. Auch bei den anderen Trichopterenlarven, den sog. raupenförmigen, dient Seidengespinst als Grundlage der Wohnröhre. Dieselbe ist aber, wie wir später sehen werden, mit Holz-, Steinstückchen usw. bekleidet. Solche Belagstücke fehlen an Röhren der netzbauenden Trichopterenlarven fast stets. Die kampodeoiden Larven haben das freibewegliche Leben aufgegeben und leben in einer an Wasserpflanzen, überhängenden Steinen, Blättern und Holzstücken befestigten, losen Gespinstmasse. Das von der Larve bewohnte Rohr kann sehr verlängert, eventuell auch verzweigt sein (z. B. bei Holocentropus). Im Gegensatz zu den raupenförmigen sind die kampodeoiden Trichopterenlarven karnivor. Um nun bei ihrer sessilen Lebensweise überhaupt Beute zu erlangen, spinnen sie aus dem Sekret ihrer Spinndrüsen Netze und Fallen. Dieselben liegen vor der einen Öffnung der Wohnröhre und zwar in fließenden Gewässern mit ihrer Öffnung dem Strom des Wassers entgegengestellt. In stehenden Gewässern sind an beiden Enden Stützfäden vorhanden, die die Wohnröhre mit Gegenständen der Umgebung verbinden und gleichzeitig als Fangfäden dienen. Sie werden vielfach noch durch weiteres Gespinst verstärkt, so daß ein Vorhof entsteht, ein ziemlich lockeres Fangnetz (bei Plectronemia, Cyrnus). Bei Holocentropus ist der Vorhof eine in der Mitte schwach trichterförmig eingesenkte Scheibe, an deren Grund die Larve lauert. In Gewässern von einiger Raschheit des Stromes wird der Trichter zu einem netzförmigen Beutel, der durch die Strömung ausgespannt gehalten wird und der das

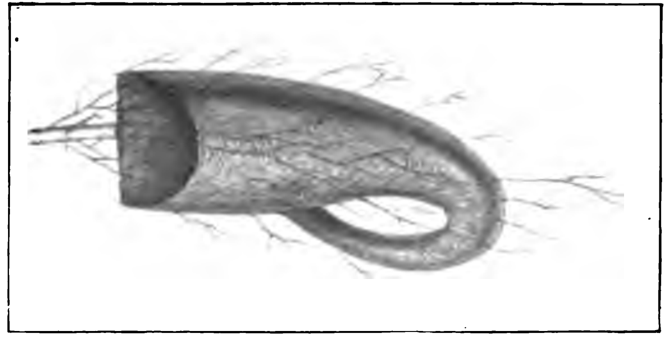


Abb. 124. Fangnetz von Neureclipsis bimaculata. Verkl. ¹/₄ mal. Nach Wesenberg-Lund.

Wasser wie ein Planktonnetz filtriert. Im Hintergrund des einheitlichen Beutels sitzt die Larve (Polycentropus, Philopotamus (vgl. Abb. 124, 126). Alle diese Netze bestehen aus dichtem, undurchsichtigem Gewebe, dessen Maschen man nicht unterscheiden kann.



Abb. 125. Fußglied des Beines der Kreuzspinne in naturgetreuer Darstellung. Die unterste gezähnte starke Borste dient zum Klettern auf den Netzfäden. Stark vergr. Nach Kükenthal.

Ganz wunderbare Netze spinnen nun die in sehr schnellfließendem Wasser lebenden Hydropsychidenlarven. Sie leben in so starkem Strom, daß ihre Netze besonders verankert sein müssen. Ihr Bau ist geschieden in eine röhrenförmige Wohnung und einen Vorbau, mit einer seitwärts eingesponnenen Fangnetzfläche. Der Vorhof wendet seine Öffnung gerade gegen den Strom, das Fangnetz steht schräg zur Stromrichtung und ist seitwärts in die Wand des Vorbaus eingesetzt. Das Netz ist sehr regelmäßig gebaut, weitmaschig und besteht aus dicken, starken Fäden. All dies ist auf die Wirkung des starken Wasserstromes berechnet und ebenso die Lage der beutelförmigen Wohnröhre der Larve, welche seitlich angesetzt ist, so daß nicht die ganze Wucht des Wasserstroms in sie gelenkt werden kann.

In ihren Wohnröhren lauern die Larven auf die angetriebenen und hängenbleibenden Daphniden und andere Krebschen, auf die Larven von Chironomiden, andere Insekten und allerhand kleine Wassertiere, welche ihre Nahrung bilden und die sie mit ihrem kunstvollen Bau, wie Beobachtung ihres Lebens und Prüfung ihres Darminhalts beweisen, in genügender Fülle erbeuten.

Dem sessilen Leben entspricht die ganze Organisation der kampodeoiden Trichopterenlarven. Bei den Psychomyiden, Polycentropiden und Philopotamiden sind die Larven wurmähnlich, mit sehr weichem Integument, die schwachen Beine und Nachschieber sind nicht imstande den Körper zu tragen. Ein solches Tier kann nicht ein freilebendes Raubtier sein, es ist ein typischer Röhrenbewohner. Der Kopf ist weit vorgestreckt und kann eventuell die Wohnröhre wie ein Stopfen verschließen. Je ausgesprochener das Räuberleben der Larven ist, um so weiter vorn am Kopf sitzen die Augen. Die Beine haben eine charakteristische Ausbildung, welche die Bewegung in der Röhre und zum Teil das Klettern auf den Spinnfäden ermöglichen. Die Hydropsychiden zeigen weitere Anpassungen, welche das Leben im raschen Strom ermöglichen.

Wir sehen also in diesen Tieren eine vollkommene Parallelerscheinung zur Biologie und zu den Anpassungen der Spinnen uns entgegentreten.

Wollen wir die Eigenschaften der Raubtiere und Pflanzenfresser noch einmal kurz einer zusammenfassenden Darstellung unterwerfen, so wird es ganz gut sein, wenn wir uns an ein bestimmtes Beispiel anschließen. Unsere einheimischen Tausendfüßler geben uns in ähnlich organisierten Formen die beiden gegensätzlichen Typen (vgl. die Abb. S. 184 u. 185). Lithobius forficatus L. als Vertreter der Chilopoden ist ein Raubtier; Julus fallax Mein. ein pflanzenfressender Diplopode. Beide kommen in der Erde unter Steinen, unter Rinden und Holzstücken vor. Wenn wir unter Steinen einen Lithobius entdecken, so finden wir ihn stets allein (Abb. 128). Als echter Räuber ist er ungesellig. Er braucht sein Gebiet, in welchem er allein auf seine Raubzüge ausgeht. Wir müssen flink sein, um ihn zu erhaschen, denn er ist außerordentlich behend; seine starken Beine und die große Beweglichkeit seines gegliederten Körpers ermöglichen ihm wie

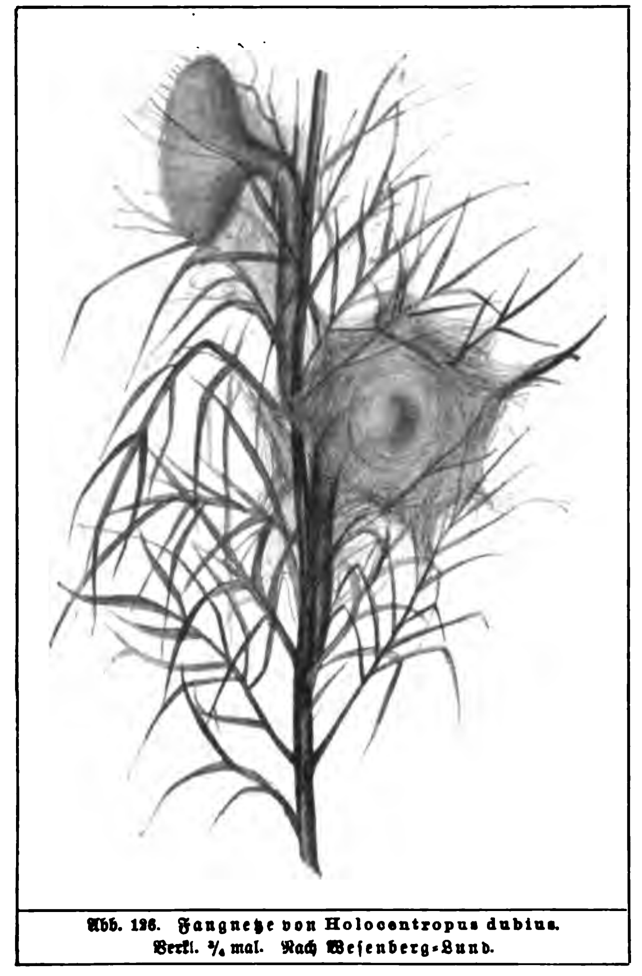


Abb. 126. Fangnetze von Holocentropus dubius. Verkl. 3/4 mal. Nach Wesenberg-Lund.

die rasche Flucht so den forschen Angriff. Ein Blick auf seine starken Giftzangen belehrt uns über seine Wehrhaftigkeit. Seine Haut ist zwar fest, doch geschmeidig und gewährt ihm einen nicht allzu großen mechanischen Schutz. Seine Sinnesorgane sind ausgezeichnet ausgebildet, vor allem die Fühler auffallend lang; sie warnen ihn vor Feinden und helfen ihm, seine Beute auch im Dunkeln zu entdecken. Es sind hauptsächlich Kellerasseln und ähnliche Isopoden, welche er verfolgt.

Wo wir einen Julus antreffen, da finden wir in der Regel ihrer mehrere (Abb 129). Die Pflanzenfresser neigen dazu, gesellig zu sein. Die reichlich ihnen zur Verfügung stehende Nahrung bringt nicht die Form des Konkurrenzkampfes hervor, welche bei den Raubtieren die Regel ist. Wir können leicht eine Handvoll von den Julus sammeln; sie sind träge und langsam, sie versuchen nicht hastig zu entfliehen und ebensowenig sich gegen uns zu wehren. Ihre Sinnesorgane zeigen einen mäßigen Grad der Ausbildung, der immerhin für ihre Ansprüche genügt. Ihre Fühler sind kurz, die Augen oft rückgebildet. Wenn wir sie fassen wollen, so rollen sie sich zusammen; sie stellen sich tot und vertrauen auf die harte Kalkschale, welche als Panzer ihren Körper umhüllt. Als einzige Abwehr beginnen sie die an den Seiten ihres Körpers in jedem Segment mit einem Porus ausmündenden Stinkdrüsen zu entladen.

So sehen wir diese beiden Repräsentanten der Tausendfüßler sich in jeder Beziehung gegensätzlich verhalten, und ganz entsprechende Gegensätze finden wir immer wieder, wenn wir Raubtiere und Pflanzenfresser genauer studieren und miteinander vergleichen. Auf einen Punkt wollen wir hier noch kurz eingehen. Wir haben gerade hervorgehoben, daß die Pflanzenfresser vielfach gesellig sind, oft sogar in Herden oder doch in großen Scharen leben. Wie die Pflanzenfresser verhalten sich auch diejenigen Tiere, welche von faulenden organischen Substanzen, von Schlamm, Humus, Detritus usw. leben. Für ihre Lebensweise ist ein gemeinsamer Zug, daß sie überall reichlich Nahrung finden können, und so finden wir denn Seewalzen, die pflanzenfressenden Schnecken des Landes und Wassers, Heuschrecken, pflanzenfressende Käfer, Huftiere und Nagetiere, die pflanzenfressenden Kakadus, die körnerfressenden Meisen in großen Scharen beieinander. Die räuberischen Oktopoden unter den Tintenfischen, die Laufkäfer, die Raubtiere, die insektenfressenden Vögel und die Raubvögel sind dagegen fast immer einzeln oder paarweise, höchstens in kleinen Trupps gleichzeitig zu

beobachten. Auch bei den räuberischen Spinnen ist die Unverträglichkeit ja eine wohlbekannte Eigenschaft. Tiere, welche oft in unzählbaren Mengen vorkommen, wie die Wolfsspinnen (Lykosiden), welche im Mai und Juni den Waldboden zwischen den dürren Blättern so sehr erfüllen, daß man kaum vermeiden kann, auf sie zu treten, leben und jagen jede für sich allein in der größten Unverträglichkeit. Es ist eine bekannte Tatsache, daß unter unsern einheimischen Singvögeln die „friedfertige" Nachtigall, das Rotkehlchen und viele andere ihren Jagdbezirk eifersüchtig bewachen und kein anderes Tier der gleichen Art in ihm dulden.

Vielfach können wir denn auch bei Pflanzenfressern einen bedeutenden Individuenreichtum feststellen, dem bei den Raubtieren eine größere Zahl individuenärmerer Arten gegenübersteht. Solche Massenansammlungen, wie sie bei Huftieren, Nagetieren usw. zu beobachten sind, können wir bei landbewohnenden Raubtieren nie konstatieren.

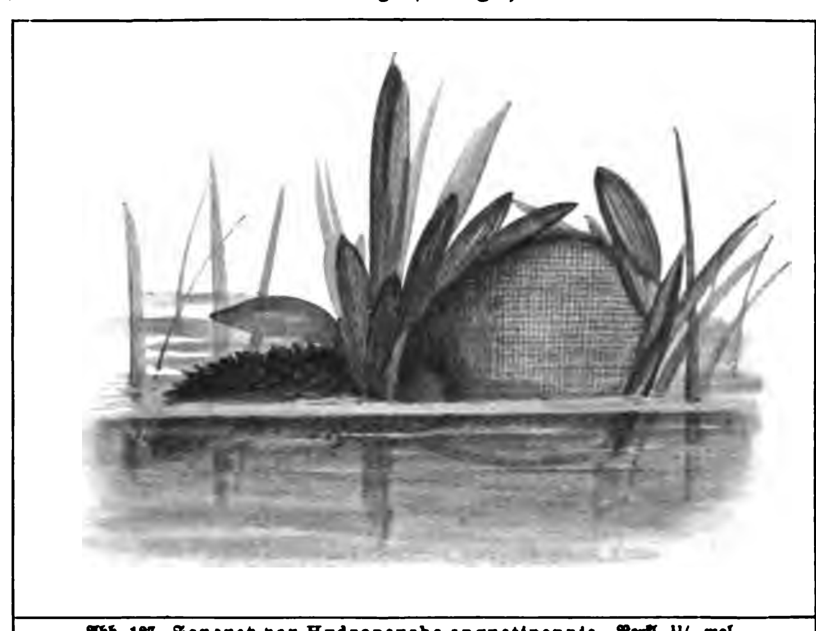


Abb. 127. Fangnetz von Hydropsyche angustipennis. Vergr. 11/12 mal. Nach Wesenberg-Lund.

Natürlich darf eine derartige Gesetzmäßigkeit nicht einseitig aufgefaßt werden. Die gleichen Bedingungen, welche die Pflanzenfresser in großen Scharen zusammenführen, können auch bei räuberischen Tieren wirksam sein. So finden wir an Stellen, an denen die Lebensbedingungen ungeheure Scharen von Fischen zusammenführen, auch deren Verfolger, Möwen und andere Wasservögel, Raubfische nnd Delphine in entsprechend großen Ansammlungen. Die Heuschreckenschwärme Afrikas werden von großen Flügen von Störchen, Eisvögeln usw. verfolgt. Die Wanderameisen veranlassen die Ansammlung von Formikariiden, welche die von jenen aufgestöberten Insekten aufpicken. Die Heringszüge sind von mächtigen Scharen von Raubfischen begleitet, und über diesen wiederum schweben wie Wolken unzählige geflügelte Fischfänger. Wo die Ebbe große Muschelbänke bloßlegt, da versammeln sich die Austernfischer und ihre Genossen zu Hunderten und Tausenden.

Und hier und da sehen wir die räuberischen Tiere sogar in einer besonderen Weise sich zu Herden vereinigen, um in gemeinsamer Jagd die schwer zu erhaschende Beute sicherer zu erjagen. Natürlich handelt es sich dabei immer um höhere Tiere mit höher entwickelter Intelligenz, wohl ausschließlich um Arthropoden und Wirbeltiere. Und in beiden Gruppen kommen nur die höchst entwickelten Formen in Betracht. Wir werden später bei den sozialen Hymenopteren viele interessante Beispiele gemeinsamen Handelns zahlreicher Individuen kennen lernen. Nur bei den Ameisen finden wir aber planmäßige Jagd einer größeren Anzahl von Individuen auf geeignete Beutetiere. Und es sind bei weitem nicht alle Ameisen-



Abb. 128. Lithobius forficatus L., räuberischer Tausendfüßler auf der Unterseite eines umgedrehten Steines, neben ihm drei Asseln, seine Beutetiere. Verkl. $^4/_5$ mal. Orig. nach der Natur.

arten, bei denen „soziale Jagdgewohnheiten" vorkommen. Die meisten jagen nur einzeln. Formica sanguinea ist jedoch eine Art, bei der Gruppen von Individuen gemeinsam die Jagd betreiben, was sie in den Stand setzt, oft Tiere, die hundertmal ihr Volumen übertreffen, zu überwältigen. Die Wanderungen der Wanderameisen (Dorylinae) sind ja überhaupt nichts anderes als im größten Stil organisierte Jagdzüge. In Kolonnen von 60 bis 70 m Länge durchziehen diese Ameisen das Land, alle Kleintiere vor sich hertreibend, überwältigend und verzehrend: Käfer, Heuschrecken, Spinnen, Larven, selbst Mäuse und Ratten. Ja, wenn sie in ein Haus eindringen, müssen kleine Kinder vor ihnen gerettet werden.

Unter den Wirbeltieren jagen nur Vögel und Säugetiere gemeinsam. Für eine ganze Anzahl Arten von Raubvögeln wird berichtet, daß Männchen und Weibchen sich gegenseitig beim Jagen helfen und die Beute teilen. Oft beobachtet ist dies beim Seeadler. Vom Goldadler (Aquila chrysaëtus Bp.) wird berichtet, daß jeweils ein Tier dicht über Büschen hin-

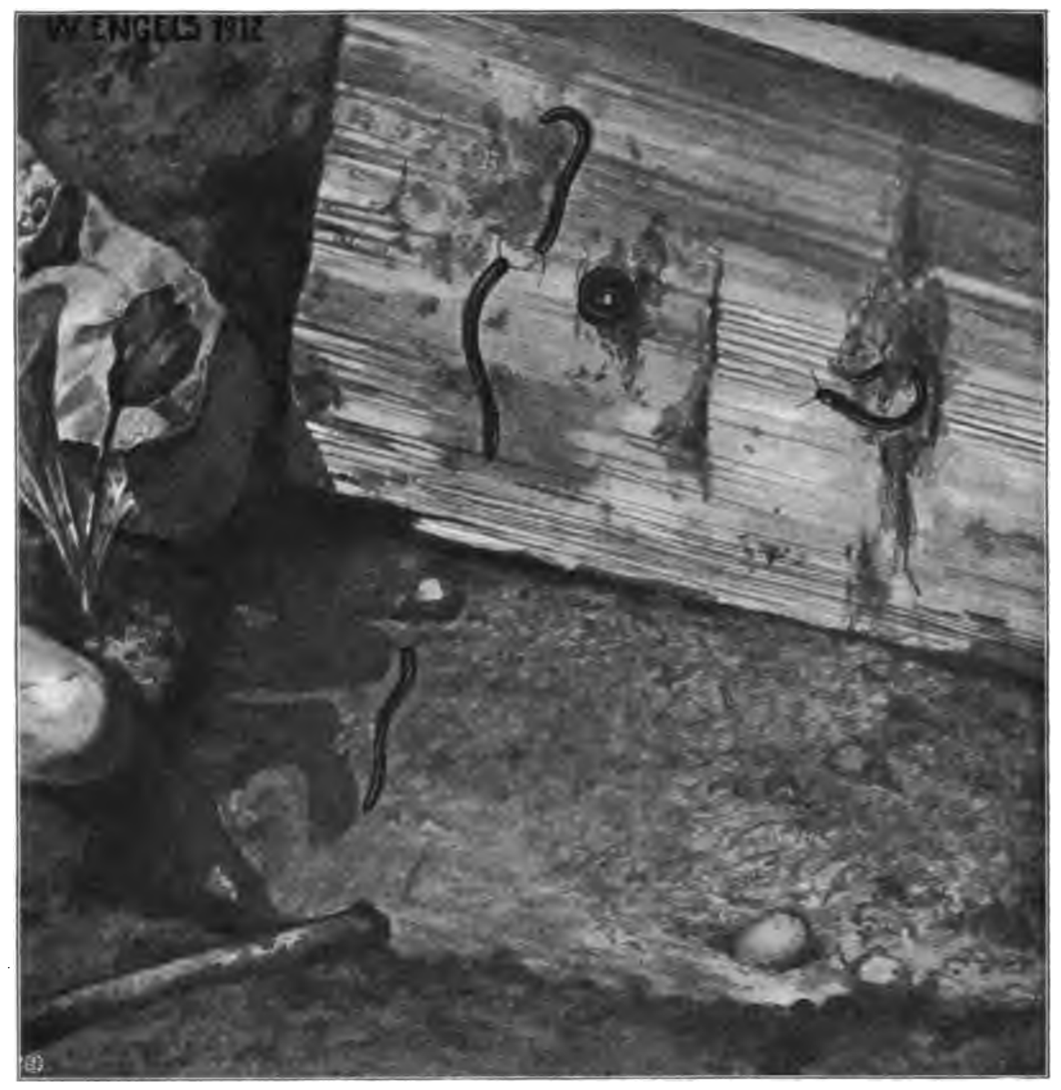


Abb. 129. Julus fallax Mein., friedlicher Tausendfüßler im Moder unter einem umgedrehten Brett. Verkl. 4/5 mal. Orig. nach der Natur.

fliegt, mit seinen Flügelschlägen Vögel und kleine Säuger hervorscheuchend, über die dann der Genosse herfällt; die Beute wird dann kameradschaftlich geteilt. Von Pelikanen und Kormoranen wird berichtet, daß sie Fischbänke vor sich her in Buchten hineintreiben, indem sie in langen geschlossenen Reihen dem Land zuschwimmen. Erst wenn sie ihre Opfer in dichten Massen beieinander haben, beginnen sie zu fischen. Eine ähnliche Methode wurde oben (S. 139) bei den Heuschrecken fangenden Störchen und Marabus beschrieben.

Unter den Säugetieren sind es vor allem die hundeähnlichen Raubtiere, welche in Gesellschaften auf Beute ausgehen. Sie wissen durch Wegeabschneiden, Umzingeln, ablösungsweises Hetzen sich der Opfer zu bemächtigen. Auch von den Löwen, von denen man früher annahm, daß sie einzeln jagten, weiß man jetzt durch die Beobachtungen von Schillings u. a., daß sie oft in Rudeln von 20—30 Stück vorkommen, gemeinsam jagen und sich das Wild gegenseitig zutreiben.



Abb. 130. Attacus atlas L. Ostindien.

5. Normalnahrung und Nahrungswechsel.

In den vorangehenden Abschnitten haben wir viele Beispiele kennen gelernt, die uns die weitgehende Abhängigkeit der Tiere von ihrer Nahrung lehrten. Wir erfuhren da schon in vielen Fällen, daß die einen Tierarten über einen variablen Speisezettel verfügen, während andere auf ganz wenig Auswahl, wohl gar auf eine einzelne Tier= oder Pflanzenart, oder auf besondere Körperteile oder Körpersubstanzen derselben angewiesen sind. Während manche Tiere sowohl Pflanzen= wie Tierleiber verzehren, sind andere exklusive Tier= oder Pflanzenfresser. Unter letzteren beiden Gruppen gibt es Formen, die scheinbar nur ganz wenige Pflanzen= oder Tierarten zu fressen trachten und daher einen Übergang zu den echten Spezialisten bilden, die nur von einer Nahrungssorte leben. Wenn ein Tier in seiner Ernährungsweise sich ganz einseitig spezialisiert hat, so spricht sich die Abhängigkeit von seiner Nahrung in seinem ganzen Bau, in seinen Körperfunktionen und seinen Lebensgewohnheiten aus. Wir haben oben bei Erörterung der Pflanzenfresser unter Schnecken und vor allem blumenbesuchenden Insekten solche extreme Spezialisten studiert. Auch unter den Tierfressern gibt es ihrer genug; wir hatten in dem Abschnitt 3 S. 124—152 Gelegenheit, zahlreiche Beipiele zu erwähnen, Regenwurmfresser, Ameisenfresser, Fischfresser usw. Bei jeder der besprochenen Gruppen mußten wir aber bei zahlreichen Arten Ausnahmen erwähnen. Wir hoben hervor, daß Obstfresser vielfach zugleich Insektenfresser sind, daß Fischfresser nebenher Krebse oder Mollusken fressen können usw. Vom Allesfresser bis zum extremen Spezialisten gibt es also alle Übergänge.

Und das spricht sich auch darin aus, daß selbst sehr spezialistisch veranlagte Tiere, wenn sie ihre Normalnahrung nicht bekommen können, bei starkem Hunger zu einer Notnahrung greifen, die sie normalerweise niemals berühren würden. Jeder Tierpfleger und Tiergärtner weiß, daß sich Tiere mit mehr oder weniger Mühe an gewisse typische Nährmittel gewöhnen lassen, welche die für sie nötigsten Stoffe enthalten, und welche durch die eine oder andere Beimischung schmackhaft gemacht werden. Welches von den Tieren,

das im zoologischen Garten mit Mohrrüben, Kartoffeln, Brot, harten Eiern, Milch, Ameiseneiern oder Mehlwürmern ernährt wird, würde in der freien Natur jemals in die Lage kommen, gerade diese Nährstoffe zu erlangen. Ja, manche Tiere gewöhnen sich in der Gefangenschaft so sehr an eine „Notnahrung", daß sie später sogar ihre Normalnahrung verschmähen. Andrerseits ist es allen Züchtern wohlbekannt, daß manche Tierarten so sehr schwer in Gefangenschaft zu halten und noch nie in Europa eingeführt worden sind, weil sie vollkommen auf ihre besondere Nahrung spezialisiert sind und man diese bei uns sehr schwer oder gar nicht beschaffen kann.

Wir haben oben (S. 46) angeführt, daß die pilzfressenden Schnecken die Pilze gerade wegen derjenigen Stoffe so sehr lieben, welche andere Schnecken von den Pilzen abhalten. In der Gefangenschaft kann man sie dazu bringen, alle möglichen Pflanzen, die der sie stimulierenden, appetitanreizenden Beimischungen entbehren, zu fressen. Sie fressen dann aber stets nur wenig.

Unter den Insekten gibt es ja viele Fälle von extremem Spezialistentum. Stahl schreibt zum Beispiel über die Schmetterlingsraupen:

„Ein jeder, der sich mit der Zucht dieser Tiere befaßt hat, weiß, wie außerordentlich empfindlich dieselben in bezug auf die Qualität ihrer Nahrung sind, und daß viele Arten lieber des Hungertodes sterben, als daß sie eine von ihrer Leibspeise verschiedene Nahrung anrührten. Ausgelaugte Triebe von Euphorbia cyparissias sagen der Raupe von Sphinx euphorbiae nicht zu; desgleichen lassen Raupen des Tagpfauenauges (Vanessa urticae L.) ausgelaugte Sprosse ihrer Nährpflanze (Urtica dioica) unberührt. Zerriebene Stengel und Blätter der Brennessel gefallen ihnen schon besser, werden aber auch nur schwach benagt. Die Raupen der in Gespinnsten an den Zweigen von Evonymus europaea lebenden Hyponomeuta evonymella Scop. machen sich erst nach längerem Hungern an die ausgelaugten Blätter ihrer Nährpflanze heran. Desgleichen verschmähen die Raupen von Bombyx chrysorrhoea fast vollständig ausgelaugte Blätter der Eiche, einer der Nährpflanzen dieser Tiere. Zerstampfte Blätter werden dagegen gern gefressen, desgleichen auch ausgelaugte Blätter nach vorheriger Durchtränkung mit dem aus frischen Eichenblättern ausgepreßten Saft.

Bei diesen Tieren geht also die Spezialsierung viel weiter als bei den Pilzschnecken, welche, soweit ich beobachtet habe, sich von den verschiedensten eßbaren und giftigen Schwämmen ernähren. Nicht alle Raupen sind übrigens so streng spezialisiert, sondern wie mir scheint, besonders diejenigen Arten, welche von Pflanzen mit durchaus eigentümlicher Säftebeschaffenheit leben. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß mit der Anpassung an Giftpflanzen wie Euphorbia, Nerium usw. tiefgreifende Änderungen der Organisation verknüpft sind, wodurch diese Tiere die Fähigkeit verloren haben, sich von Pflanzen mit mehr indifferenter Säftebeschaffenheit zu ernähren."

Aber selbst bei solchen Formen gelingt unter Umständen die Gewöhnung an andere Nährpflanzen, als die, welche ihre Normalnahrung darstellen. Es ist bekannt, daß Seidenraupen gewöhnt werden können, statt Blättern des Maulbeerbaumes solche z. B. von Schwarzwurzel zu nehmen. Pictet hat im Anschluß an ebenfalls erfolgreiche Vorgänger sehr interessante Versuche in dieser Richtung angestellt und durch die veränderte Nahrung Abänderungen an den Tieren erzielt, die uns später noch einmal beschäftigen werden. Dabei stellte sich heraus, daß Raupen, die in ihrer Jugend sich an alle möglichen Nährpflanzen gewöhnen lassen, im herangewachsenen Zustand dieselben verschmähen. Er gewöhnte Raupen des Schwammspinners (Lymantria (Ocneria) dispar L.), die normalerweise Blätter von Eichen oder Birken fressen, an Walnußlaub. Die Tiere wuchsen relativ gut und er-

gaben eine zweite Generation, die wieder mit Walnußlaub gefüttert wurde; sie gedieh aber weniger gut und gab keine Eier. Pictet züchtete daher in der Folge die erste Generation auf Walnuß, die zweite auf Eiche, dann die dritte und vierte wieder auf Walnuß. Die Tiere zeigten dann eine zunehmende Vorliebe für die neue Futterpflanze. Von Generation zu Generation gewöhnen sie sich leichter an die neue Nahrung. Sehr schwer sind die Raupen dieses Schmetterlings dazu zu bringen, Blätter von Mespilus germanica, Aesculus hippocastanum, Populus alba zu nehmen; sie fressen sie aber, wenn man ihnen, sozusagen um den Appetit zu reizen, Eichenblätter dazwischen gibt. Auch hier geht die Gewöhnung von der zweiten Generation an viel leichter. Dasselbe ist der Fall bei der sehr schwierigen Gewöhnung an Tannennadeln. Bei letzterer müssen sie sogar besondere Freßgewohnheiten annehmen.

Die sorgfältigen Untersuchungen der Fischereibiologen haben gezeigt, daß selbst bei scheinbar sehr wählerischen Fischen die Nahrung von der Norm stark abweichen kann. Schiemenz z. B. ist der Ansicht, daß man bei den Süßwasserfischen unterscheiden muß zwischen Hauptnahrung, Gelegenheits- und Verlegenheitsnahrung. Erstere ist die Normalnahrung der Art, welche das Tier mit Vorliebe frißt, jeder andern Nahrung vorzieht, wenn es sie haben kann. Fische z. B. Coregoniden, welche sich von Planktontieren ernähren, zeigen manchmal den Magen nur von einer einzigen Art erfüllt, die sie sich unter zahlreichen anderen Planktontieren ausgesucht haben. So werden von ihnen die großen Cladoceren Bythotrephes und Leptodora oft ausschließlich gefangen; das ist jederzeit beobachtet worden bei Coregonus schinzii subsp. palea im Neuenburger See; derselbe Fisch nimmt aber unter abnormen Verhältnissen andere Planktontiere, ja selbst Mollusken, Insekten und pflanzliche Bestandteile. Die Laube (Alburnus lucidus), die sehr vielfach besonders im Sommer ausschließlich Cladoceren frißt, ist im Winter auf Diatomeen des Planktons angewiesen. An anderen Orten frißt sie vorwiegend Insekten, Pflanzensamen u. dgl. um zu anderen Jahreszeiten sich dem Plankton zuzuwenden. Wir sehen also, daß Fische, wenn reichlich Nahrung vorhanden ist, sich eine bevorzugte Nahrung aussuchen, dieser gelegentlich beimischen, was der Augenblick bietet und bei Mangel sich an eine sehr abweichende Nahrung gewöhnen können. Jeder Raupenzüchter weiß, daß selbst diese so auf Pflanzennahrung angewiesenen Tiere gelegentlich andere Raupen fressen und selbst kannibalische Gelüste entwickeln, so die Raupen der Eule Noctua derassa, von Cosmia, von Scuta maritima usw.

Das gleiche gilt wohl für alle Tiere, denen bei der Nahrungsaufnahme eine gewisse Möglichkeit der Wahl gelassen ist. Es ließen sich hierzu zahllose Beispiele anführen aus den Beobachtungen an Aquarien- und Terrarientieren, an Käfigvögeln, an Säugetieren der zoologischen Gärten. Die beiden vorausgegangenen Kapitel haben uns ja gezeigt, daß die Mehrzahl der Tiere nur an einen gewissen Typus der Nahrung angepaßt ist; innerhalb dessen, also unter Mollusken, Planktontieren, Insekten, Fischen usw. besteht meist eine ziemlich weitgehende Wahlfreiheit. Die Notnahrung führt oft zu unvollkommenem Wachstum, zu mangelhafter Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Nicht wenige Tiere sehen wir nun, periodisch durch die Verhältnisse ihrer Umgebung genötigt, zu einer anderen Nahrung übergehen. Mit den Jahreszeiten wechselt in vielen Gegenden die Zusammensetzung der Flora und Fauna. Manche Arten verschwinden zu Zeiten vollkommen oder werden arm an Individuen; die Tiere, welche von ihnen abhängig sind, werden genötigt andere Nahrung zu nehmen oder zu bevorzugen, wenn sie nicht selbst verschwinden sollen (Ruhestadien, Wanderung). So haben wir oben schon bei Fischen er-

wähnt, daß sie im Sommer eine andere Nahrung zu sich nehmen können als im Winter. Viele unserer Standvögel sind genötigt, sich im Winter von anderen Stoffen zu ernähren als im Sommer. Und in noch höherem Maß muß dies natürlich von den Zugvögeln gelten, die ferne Gegenden mit vollkommen abweichender Flora und Fauna aufsuchen. Wir haben oben schon auf die Störche



Abb. 131. Larve von Eristalis tenax (L.) am Rand eines Tümpels. Vergr. 4 mal. Orig. nach der Natur.

hingewiesen, die in Afrika zuzeiten vorwiegend Insektenfressen, und auf die Seidenschwänze, die in ihrer nordischen Heimat Mücken fressen, während sie bei uns im Winter an die Beeren gehen. Von der Giftschlange Ancistrodon contortrix berichtet Ditmars, daß sie saisonweise abwechselnd sich bald von Fröschen bald von kleinen Säugetieren ernährt.

Nahrungswechsel sehen wir nun vor allen Dingen in den verschiedenen Lebensaltern der Tiere sich vollziehen. Wir wollen hier ganz von den Fällen absehen, in denen die sich entwickelnden Tiere eine besondere Embryonal- oder Säuglingsnahrung bekommen. Es wird dies später bei der Besprechung der Brutpflege zur Erörterung kommen. Solche Fälle sind aber sehr bemerkenswert, wie sie uns z. B. bei den Blutegeln entgegentraten, bei denen die jungen Tiere sich nur von Kaltblütern ernähren, während erst die erwachsenen Tiere sich an Warmblüter machen. Räuberische Insekten, welche wie die Gottesanbeterinnen Schmetterlinge und andere größere Insekten erbeuten, sind in ihrer Jugend fast ausschließlich auf Blattläuse angewiesen. Auch bei denjenigen Fischen, welche räuberisch von großen Tieren sich ernähren, ist die junge Brut auf Diatomeen und Kleinpflanzen und -tiere angewiesen. Unsere körnerfressenden Singvögel füttern ihre Jungen vorwiegend mit Insekten auf.

Ein radikaler Nahrungswechsel setzt in der Regel auch eine Veränderung in Bau und Funktionen des Tierkörpers voraus. So sehen wir denn bei den Tieren mit Larvenentwicklung und Metamorphose oft einen sehr ausgeprägten Nahrungswechsel mit den körperlichen Veränderungen verknüpft. Ich brauche nur an die zahllosen Larventypen von marinen Wirbellosen zu erinnern, die sich von kleinsten Planktonorganismen ernähren, während ihre erwachsenen Stadien die verschiedenartigste grobe Nahrung zu sich nehmen. Die Insekten bieten uns vor allem viele sehr charakteristische Beispiele ausgeprägten Nahrungswechsels. Ich erinnere nur an die zahlreichen blumenbesuchenden Insekten, die wir früher besprochen haben (S. 97 ff.). Ihre Larven ernähren sich stets von ganz anderen Substanzen, die nicht nur ganz andere Mundwerkzeuge und Darmsysteme zu ihrer Bewältigung, sondern auch ganz anders geartete Sinnesorgane und Instinkte zu ihrer Auffsuchung voraussetzen. Nur einige Beispiele: Die Bock- und Borkenkäfer, deren Larven von



Abb. 132. Eristalis tenax (L.) die Schlammfliege. Vergr. 4 mal. Orig. nach der Natur.

Holz leben, die Schmetterlinge, deren Raupen Blätter, Holz und alle möglichen Pflanzenteile fressen, suchen selbst ihre Nahrung in den Blüten. Die Larve des Wasserkäfers Hydrophilus ist fleischfressend, während der erwachsene Käfer nach Rengel so gut wie ausschließlich pflanzliche Substanzen vertilgt. Unter den Fliegen gibt es zahllose Arten, deren Larven in der Erde, an faulenden Pflanzenteilen, in lebenden Pflanzen wohnen und fressen, während die Imago Blüten besucht. Wie gegensätzlich müssen die Instinkte bei den sog. Schlammfliegen der Gattung Eristalis ausgebildet sein, deren „Rattenschwanzlarven" (Abb. 131) in Schlamm, Dung und Jauche leben, während die erwachsenen Fliegen (Abb. 132) zu den häufigsten Blütenfliegen auf den Doldenpflanzen unserer Wiesen gehören. Bei den Dasselfliegen und ihren Verwandten (Oestridae) leben die Larven parasitisch in Säugetieren, während die Fliegen selber sich auf Blumen finden. Die Raupenfliegen (Tachinidae) und die Schlupfwespen (Ichneumonidae) legen ihre Eier in andere Insekten ab, in denen die Larven parasitisch leben, und wiederum sind die erwachsenen Insekten Blütenbesucher. So sind auch die Larven der Ameisenlöwen (vgl. S. 168), diejenigen vieler Schwebfliegen (Syrphidae), von Netzflüglern (z. B. Chrysopa, Ascalaphus usw.) räuberisch, letztere sind speziell Blattlausvertilger, während die alten Tiere Blütenprodukte verzehren oder z. T. gar keine Nahrung zu sich nehmen.

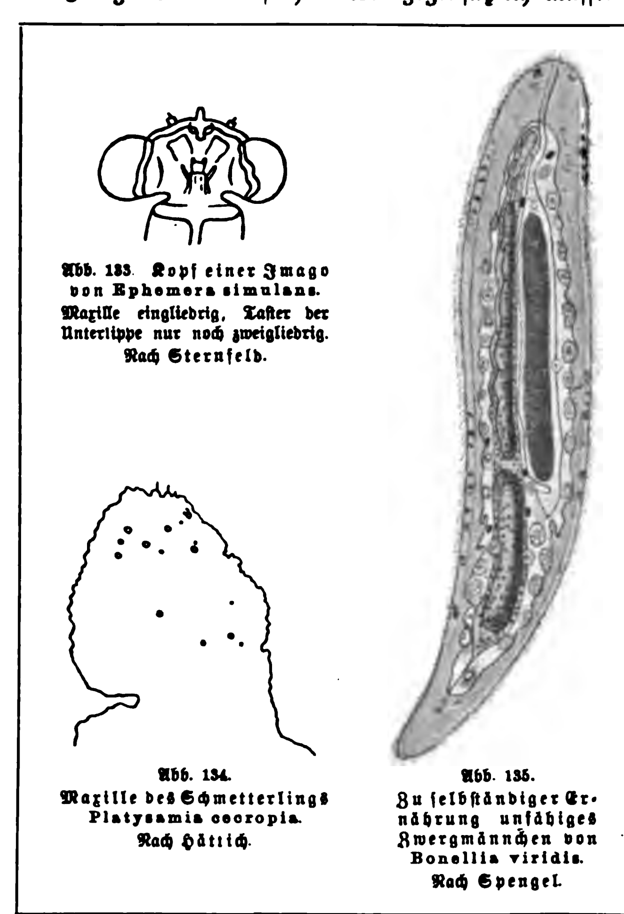


Abb. 133. Kopf einer Imago von Ephemera simulans. Maxille eingliedrig, Taster der Unterlippe nur noch zweigliedrig. Nach Sternfeld.

Abb. 134. Maxille des Schmetterlings Platysamia cecropia. Nach Hättich.

Abb. 135. Zu selbständiger Ernährung unfähiges Zwergmännchen von Bonellia viridis. Nach Spengel.

Umgekehrt sind die Larven der Bremsen (Tabanidae), die in der Erde leben, Vertilger zerfallender pflanzlicher Substanzen, während die Bremsen selber wie allbekannt Blut von Warmblütern saugen. Auch die Stechmücken (Culicidae), diese quälenden Blutsauger und gefährlichen Krankheitsüberträger, haben Larven, die sich im Wasser von ganz anderen Dingen, nämlich kleinsten Tierchen und Pflanzen, ernähren. Die Larven der Flöhe leben in Ritzen der Fußböden und in Spalten, wo sie Staub und Mulm fressen.

Wir erwähnten gerade, daß bei einigen Tierformen die erwachsenen Tiere gar nicht fressen. Das ist z. B. bei jenen seltsamen Formen der Fall, welche bei Entenmuscheln (Lepadidae) und bei marinen Würmern (z. B. Bonellia) usw. vorkommen und als Zwergmännchen bezeichnet werden (Abb. 135). Diese haben vielfach gar keinen Mund und Darm und nehmen keine weitere Nahrung auf als die, welche sie im Dottervorrat des Eies, aus dem sie sich entwickelten, mitbekamen. Bei den Eintagsfliegen fressen die Larven während ihres oft jahrelangen Wasserlebens sehr reichlich und speichern dadurch in ihrem Körper genug Reserve-

substanzen auf, um der Imago während der wenigen Stunden oder Tage ihres Luftlebens den Betriebsstoffwechsel zu sichern. Die Eintagsfliegen haben eine allerdings sehr enge Mundöffnung und sehr rudimentäre Mundwerkzeuge (Abb. 133) und nach den Untersuchungen von Fritze und Sternfeld einen eigentümlich umgebildeten Darm. Derselbe ist im Mitteldarmteil sehr erweiterungsfähig, während Vorder- und Enddarm auffallend eng sind. Der Darm enthält nie Nahrung sondern Luft, die durch einen besonderen Muskelapparat in ihn gepumpt wird und deren Bedeutung für das Leben des Tieres noch nicht richtig erklärt ist. Zahlreiche Spinner (Saturnidae) und einige Schwärmer (Smerinthus) haben im Falterzustand vollkommen rudimentäre Rüssel, die nicht zum Saugen geeignet sind (vgl. Abb. 134). So nehmen auch die Pelzmotten während ihres bis zu einem Monat dauernden Imagolebens keine Nahrung zu sich. Bei ihnen ist auch der Darmkanal sehr eng und kaum leistungsfähig, besonders der Vorderdarm. Das gleiche gilt von den Männchen der Stechmücken, denn bei ihnen sind es nur die Weibchen, welche Blut saugen und die in diesem enthaltenen Nahrungsstoffe zum Aufbau der Eier verwenden. Nach C. H. Roß beginnen sie erst nach erfolgter Befruchtung mit dem Blutsaugen. Die mundlosen Männchen, die viel zahlreicher sind als die Weibchen, stechen nicht, ernähren sich als Imago überhaupt nicht und heizen sozusagen die Maschine ihres Körpers mit den im Larvenleben angesparten Substanzen.

Im ersten Band dieses Werks (S. 511) wurde dargestellt, wie bei marinen Ringelwürmern sich ein Teil des Körpers ablöst, um wie eine abgeschossene Patrone durch das Meer zu hasten, wobei den in ihm enthaltenen Geschlechtsprodukten der Art eine möglichst weite Verbreitung gesichert wird. Diese Wurmstücke sind vielfach ohne Kopf, ohne Sinnesorgane, ohne Mund. Wir werden unwillkürlich an sie erinnert, wenn wir sehen, daß Insekten während ihres Imagozustandes ihre ganze Pracht und ihre komplizierten Fähigkeiten nur als Träger der Geschlechtsstoffe entfalten, um zugrunde zu gehen, sobald sie ihre Funktion im Dienst der Erhaltung der Art erfüllt haben. Sie müssen dann in der Larvenzeit die ganzen Ernährungsaufgaben schon gelöst haben, welche für die Schlußleistungen ihres Lebens erforderlich sind, indem sie nur von Reservesubstanzen zehren oder wie die Schmetterlinge (vgl. S. 106) ausschließlich Kohlehydrate zur Bestreitung der Energieausgaben ihres Organismus aufnehmen.

Schließlich wäre hier noch darauf hinzuweisen, daß es Tiere gibt, bei denen die Weibchen eine andere und zwar meist eine ausgiebigere Nahrung zu sich nehmen als die Männchen. Auch hier liefern uns die Insekten Beispiele. Unter den Fliegen finden wir in den Gattungen Empis und Ramphomyia die Männchen als friedliche Wesen, welche an Blüten saugen, während die Weibchen ein räuberisches Leben führen, indem sie andere kleine Insekten morden und verzehren.

6. Örtliche und zeitliche Abhängigkeit der Tiere von ihrer Nahrung.

Damit ein Tier die ihm zukommende Nahrung aufnehmen kann, muß dieselbe für das Individuum erreichbar sein. Daraus ergibt sich eine zeitliche und örtliche Abhängigkeit des Tieres von seiner Nahrung. Die Pflanzen, die Tiere, von denen eine Art sich nährt, müssen zu der Zeit, in welcher das Tier sie braucht, in einer Form vorhanden sein, die sie für dasselbe genießbar macht. Daraus entspringen für die Biologie der Tiere mannigfache Zusammenhänge, die später in den Kapiteln über Brutversorgung, über Wanderungen, über Periodizität im Leben der Tiere usw. zu behandeln sein werden.

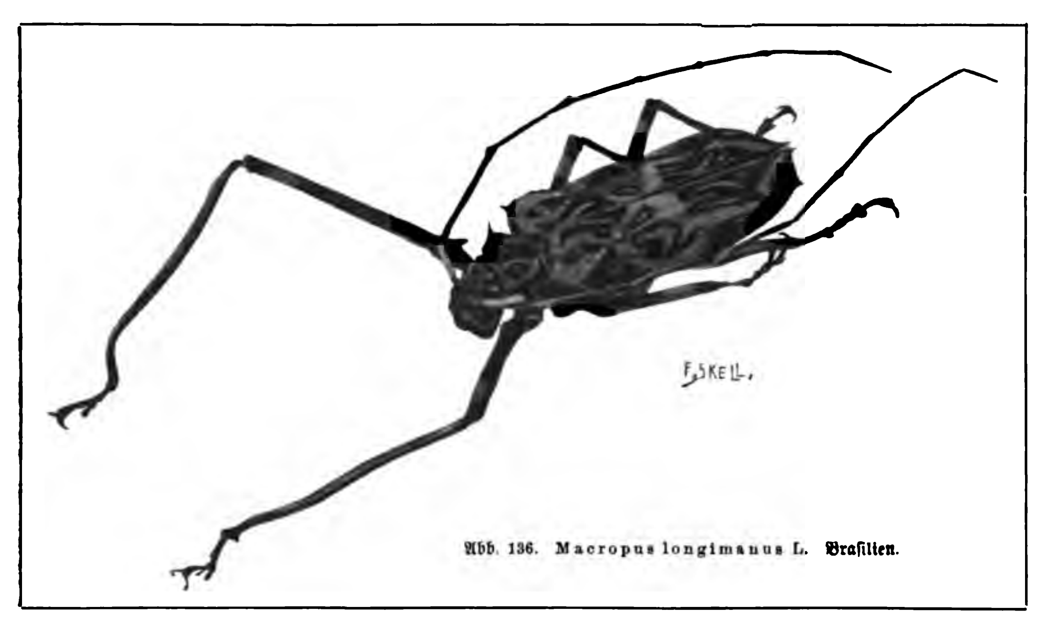


Abb. 136. Macropus longimanus L. Brasilien.

Unter den bisher besprochenen Tierformen lernten wir drei ernährungsbiologische Haupttypen kennen:

1. Polyphage oder Allerleifresser, welche über einen vielseitigen Speisezettel verfügen, bald Pflanzen und Tiere, bald die verschiedensten Formen unter den Tieren oder den Pflanzen verzehren.
2. Oligophage oder Wahlfresser, Tiere, welche nur Tiere oder nur Pflanzen fressen, dabei auf eine relativ kleine Gruppe in dem betreffenden Naturreich angewiesen sind, indem sie z. B. nur Mollusken, nur Insekten, nur Früchte einer Gruppe usw. fressen. Dabei steht ihnen aber immerhin eine nicht allzu beschränkte Auswahl offen.
3. Monophage oder Spezialisten, welche nur eine oder wenige Tier- oder Pflanzenarten zur Nahrung benutzen, die für andere Tiere ungenießbar oder unzugänglich sind; ihre Nahrung können auch Produkte von Organismen (Blut, Blütenstaub), bestimmte Substanzen oder gleichartig geschützte Tiergruppen bilden.

Diese drei Typen sind nur als Hilfsmittel zur Orientierung aufgestellt. Sie sind ebensowenig scharf abgegrenzt als irgend andere derartige Kategorien in der Natur. Manche Formen fügen sich gut in die Definitionen ein, während unendlich viele in ihren Charakteren zwischen den aufgestellten Gruppen stehen.

Im allgemeinen können wir sagen, daß in den ernährungsbiologisch wichtigen Eigenschaften die Allerleifresser am wenigsten, die Wahlfresser mehr, die Spezialisten am meisten einseitig entwickelt sind. So sind denn die ersteren als die vielseitigeren Tiere, meist über weitere Gebiete verbreitet, während bei den beiden anderen Gruppen mit der wachsenden Abhängigkeit von der Spezialnahrung die Verbreitungsmöglichkeit abnimmt. Ein extrem an eine einjährige Pflanze angepaßter Spezialist, kann also nur dann seine Freßperiode haben, wenn diese Pflanze in Vegetation steht, muß in deren Ruheperiode seine Ruheperiode haben. Er ist also auch ebenso wie die Pflanze von dem Untergrunde, den Feuchtigkeitsverhältnissen, Sonnenscheindauer usw., welche das Vorkommen der Pflanze bedingen, abhängig.

Spezialisten, bei denen diese Abhängigkeit uns sofort einleuchtet, sind z. B. die nur auf Weinstöcken vorkommenden Rebläuse (Phylloxera vastatrix), die nur auf Apfelbäumen

saugenden Blutläuse (Schizoneura lanigera), die von bestimmten Pilzen, Pflanzensamen, Termitenarten lebenden Ameisenspezies, die bestimmte Blattläuse fressenden Netzflüglerlarven, die in bestimmten Raupen schmarotzenden Ichneumoniden und ganz bestimmte Insekten oder Spinnen jagende Raubwespen (z. B. Cerceris). Dies sind nur einige Beispiele, viele werden wir in den späteren Kapiteln dieses Buches noch zu erörtern haben.

So kann es uns nicht verwundern, wenn gewisse Tiere in ihrer Verbreitung vollkommen von gewissen Pflanzen oder gewissen anderen Tieren abhängig sind. Wer ein guter Kenner der Fauna einer Gegend ist, kann aus dem Vorkommen gewisser Pflanzen- oder Tierarten das Vorkommen bestimmter von ihnen abhängiger Tiere voraussagen. Das geht vielfach so weit, daß man aus dem Vorhandensein bestimmter Pflanzenformen auf das Vorkommen bestimmt organisierter Vertilger derselben in weit voneinander entlegenen Teilen der Erde schließen kann. Und ähnliches gilt für Tiere und ihre Verfolger.

Werden Pflanzen oder Tiere vom Menschen in Gegenden der Erde, in denen sie nicht heimisch sind, eingeführt, so können zwei Möglichkeiten eintreten. Sind sie wenig geschützte Organismen, so werden sie in der neuen Heimat nur dann aufkommen können, wenn sie zufällig keine Feinde dort vorfinden, die ihnen nachstellen. Wir haben in der Einleitung dieses Bandes, bei Besprechung der Biocoenosen und der Störungen ihres Gleichgewichts, von solchen Zusammenhängen gehört. Ich will hier noch einige Beispiele geben. Im Jahre 1890 führten Herr Nordenholz und Konsul Tietgen in der Provinz Sta. Fé in Argentinien deutsche Feldhasen aus der Mark Brandenburg ein. Im Steppengebiet der Pampas gab es reichlich Futter für sie, besonders gefährliche Feinde aber kaum. Im Anfange gingen viele Tiere durch die Sonnenhitze ein, bald gewöhnten sie sich aber daran, in den heißen Stunden des Tages den Schatten aufzusuchen. Dann nahmen sie so enorm zu, daß sie seither zur Landplage geworden sind.

Der Schwammspinner (Lymantria dispar L.), zufällig in Nordamerika eingeführt, ist dort „seit 1869 verwildert und nach 20 Jahren schon enorm schädlich geworden". Den Feind, den er dort nicht hatte, hat man künstlich eingeführt und durch künstlich erzeugte Flacherie, eine bakterielle Erkrankung, die Zahl der Schwammspinner auf 14% der vorhergehenden Plagejahre reduziert.

Das sind aber Ausnahmefälle bei so viel verfolgten Tieren, wie es Hasen und Schmetterlinge sind. Viel häufiger hören wir von vergeblichen Akklimatisationsversuchen, speziell von solchen Pflanzen und Tieren, welche dem Menschen nützlich und daher auch für viele Tiere begehrenswert sind. Ich erinnere nur an die vielen vergeblichen Versuche Haustiere, Gartenpflanzen, Gemüse, Obst usw. in den Tropen heimisch zu machen. Langes Studium der Feinde und Gefahren gehen da jeder gelungenen Akklimatisierung voraus. So ist z. B. bekannt, daß die Blattschneiderameisen durch ihre Tätigkeit alle europäischen eingeführten Pflanzen zerstören, da sie dieselben den durch Anpassungen zum großen Teil geschützten einheimischen Pflanzen vorziehen.

Ganz anders steht die Sache, wenn es sich um den Import eines Tieres oder einer Pflanze handelt, die in ihrer eigenen Heimat so gut gegen Feinde geschützt sind, daß weder Allerleifresser noch Wahlfresser ihnen etwas anhaben können, sondern daß nur Spezialisten sich an sie wagen. Sie werden in ihrer neuen Heimat noch weniger gefährdet sein, als in der alten, und da eine übermäßige Verbreitung erlangen. Ein Beispiel dafür sind die in La Plata enorm verbreiteten europäischen Disteln.

Die Ausbreitung einer Tierart wird naturgemäß gefördert, wenn große Mengen der Pflanzen oder Tiere, die sie frißt, in dichter Anordnung nahe beieinander vorkommen. Spe-

zialisten, die seltene Organismen verfolgen, werden ebenso sporadisch vorkommen als diese. In den weiten Steppengebieten Asiens und Afrikas finden wir aber über ungeheure Flächen mit den gleichen Pflanzen die sie fressenden Huftiere, und mit diesen, die sie verfolgenden Raubtiere verbreitet. So fördert denn auch die durch den Menschen bewirkte Gleichartigkeit des Bestandes in Kulturwäldern, Forsten und Feldern die Verbreitung und Vermehrung der Schädlinge und damit den Erfolg ihres Fraßes. Das einzelne Tier braucht keine weite Wanderung zu unternehmen, um von der Stätte seiner Geburt an eine unerschöpfliche Futtermenge zu gelangen; es braucht auch nicht weit zu suchen, um für seine eigene Brut das Unterkommen zu suchen, das ihr Freiheit vor Nahrungssorgen sichert. Und so werden unendlich viel Individuen gespart, die sonst die Art bei dem Wandern und Suchen, im Kampf ums Dasein einbüßen muß. Ganz das Entsprechende wie zwischen Kulturpflanzen und Pflanzenfressern spielt sich ab zwischen Herdentieren und ihren Verfolgern, Raubtieren, Blutsaugern, Parasiten. Wo der Mensch vorher tierarme Gegenden mit einer gleichmäßigen Masse von Herdentieren erfüllt, wie in Australien, Südamerika, Südafrika, da trägt er auch zur Verbreitung ihrer tierischen Feinde bei, deren Massen vielfach infolge der unnatürlich dichten Anordnung ihrer Opfer in einer unvermuteten Proportion wachsen.

In den nachfolgenden Kapiteln soll nun von einer Reihe von Gruppen der Wahlfresser und Spezialisten die oft sehr weitgehende Abhängigkeit in Verbreitung, Vorkommen, Organisation und Lebenserscheinungen jeweils von ihrer Spezialnahrung gezeigt werden. Das wird uns zur Erörterung mancher wichtiger biologischer Gesichtspunkte führen.

7. Blutsauger und Pflanzensauger.

Im Anschluß an die Raubtiere müssen wir eine sehr eigenartige Ernährungsweise der Tiere behandeln. Die Formen, welche ich hier im Auge habe, werden im allgemeinen als Blutsauger bezeichnet, und man ist vielfach geneigt, sie den Parasiten zuzurechnen. In Wirklichkeit haben sie aber wenig mit den Parasiten gemein. Die typischen Formen unter ihnen sind flinke, bewegliche Tiere mit wohlausgebildeten Sinnesorganen. Sie suchen ihre Beute aktiv auf und stürzen sich auf sie wie richtige Raubtiere. Nur sind sie im Verhältnis zu ihren Opfern sehr klein; sie entziehen ihnen nur flüssige Bestandteile ihres Körpers in geringer Quantität und fügen ihnen daher in der Regel keinen lebensgefährlichen Schaden zu.



Abb. 137. Raubfliege (Asilido: Laphria gibbosa L.) auf einem Pfahl auf Beute lauernd. Vergr. $1^1/_2$ mal. Orig. nach der Natur.

Ein charakteristisches Beispiel für die nahen Beziehungen zwischen Raubtieren und Blutsaugern bieten uns zwei miteinander nahe verwandte Fliegengruppen: die eine ist die Gruppe der Raubfliegen (Asiliden). Diese Familie ist bei uns durch eine ganze Anzahl größerer und kleinerer Arten vertreten, welche kleine Fliegen, Hymenopteren und Käfer jagen. In den Tropen gibt es große Formen, denen große Schmetterlinge, selbst die schönen Papilioniden, zum Opfer fallen. Bei uns sieht man an sonnigen Wald- und Feldwegen die schlanken Fliegen aus den Gattungen Asilus, Laphria usw. mit ihren großen Augen oft auf Baumstämmen oder Zäunen auf ihre Beute lauern. Dieselbe erhaschen sie im

Flug, durchbohren sie mit ihren dolchartigen Mundwerkzeugen, auch wenn sie so fest gepanzert sind wie Rüsselkäfer, und saugen sie aus.

Ihnen ganz nahe stehen die Bremsen (Tabaniden), in ihrer ganzen äußeren Erscheinung ebenfalls Räuber, die aber große Tiere, vor allem Huftiere, doch auch Raubtiere, manche andere Säugetiere und den Menschen anfallen. Neben ihren guten Sinnesorganen besitzen sie als weitere Begabung für ihren Nahrungserwerb einen leisen Flug und die Fähigkeit, sich zart und sanft auf ihr Opfer niederzulassen. In dessen Haut bohren sie ihren spitzen Rüssel ein, um mit Hilfe eines eigenartigen, aus ihrem Pharynx gebildeten Pumpwerkes sein Blut zu saugen.

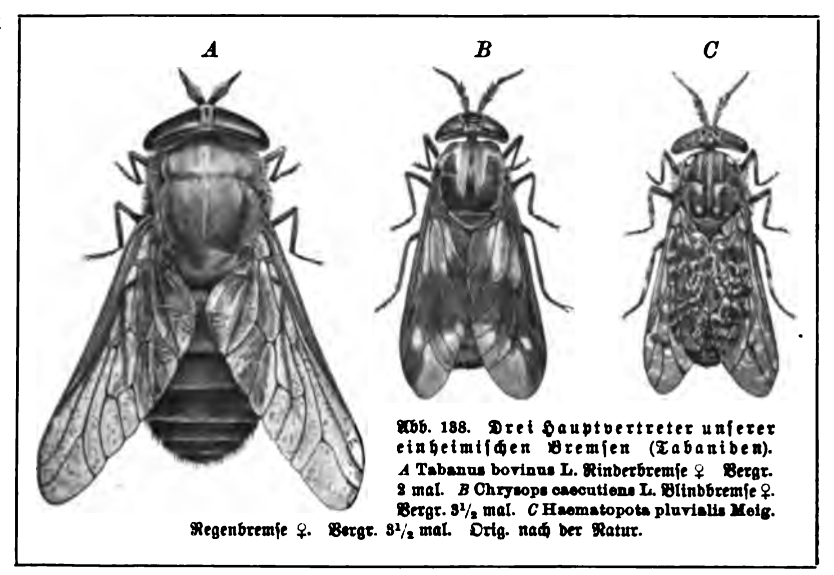
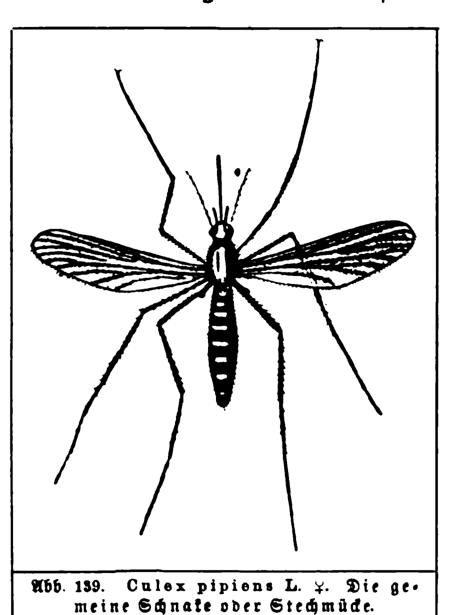


Abb. 138. Drei Hauptvertreter unserer einheimischen Bremsen (Tabaniden). *A* Tabanus bovinus L. Rinderbremse ♀ Vergr. 2 mal. *B* Chrysops caecutiens L. Blindbremse ♀. Vergr. $3^1/_2$ mal. *C* Haematopota pluvialis Meig. Regenbremse ♀. Vergr. $3^1/_2$ mal. Orig. nach der Natur.

Wir alle kennen unter unsern einheimischen Fliegen noch eine ganze Reihe von blutsaugenden Formen, so unsere gewöhnlichen Schnaken, die Angehörigen der Gattung Culex. Ferner den Wadenstecher (Stomoxys calcitrans L.), welcher unserer Stubenfliege zum Verwechseln ähnlich sieht; schließlich die Vertreter der Gattung Anopheles, welche hauptsächlich in den wärmeren Ländern ihre verderbliche Rolle als Überträger der Malariafieber spielen. Andere Blutsauger sind ebenfalls Krankheitsüberträger von besonderer Gefährlichkeit. Unsern Stubenfliegen ähnliche Tiere, welche bei weitem nicht so groß werden, wie die Bremsen, sind in Afrika sehr gefürchtet als die Vermittler der Schlafkrankheit des Menschen und der gefährlichen Naganaseuche der Pferde und Rinder. Es sind dies die Tsetsefliegen (Glossina), welche jene Krankheiten dadurch verursachen, daß sie im Blut lebende parasitische Flagellaten von einem Tier auf das andere übertragen. Glossina palpalis (Abb. 140) ist die wichtigste Überträgerin der Schlafkrankheit des Menschen, Gl. morsitans (Abb. 142) diejenige der Tierseuchen. Übrigens sind auch echte Bremsen bei diesem Geschäft beteiligt; in Indien und Südamerika werden die durch Trypanosomen erregten Seuchen durch den Stich von Tabaniden übertragen.


Abb. 139. Culex pipiens L. ♀. Die gemeine Schnake oder Stechmücke. Vergr. 5 mal. Nach Doflein.

Unter den Insekten sind als Blutsauger ferner noch die Wanzen, Flöhe und Läuse zu erwähnen.

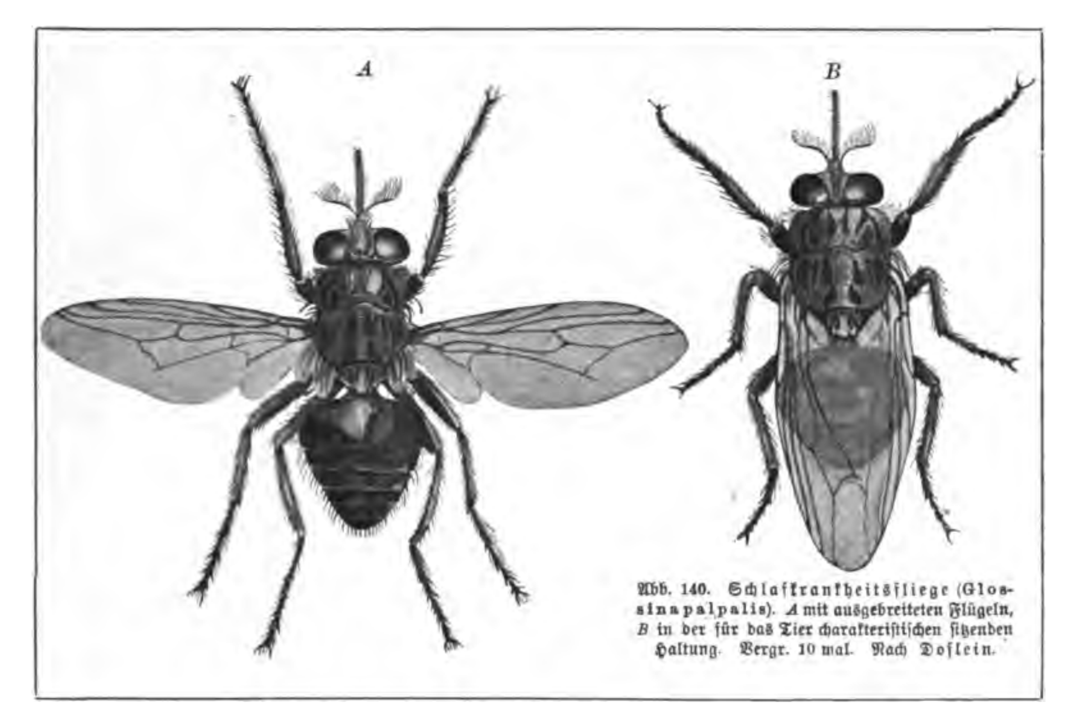


Abb. 140. Schlafkrankheitsfliege (Glossinapalpalis). *A* mit ausgebreiteten Flügeln, *B* in der für das Tier charakteristischen sitzenden Haltung. Vergr. 10 mal. Nach Doflein.

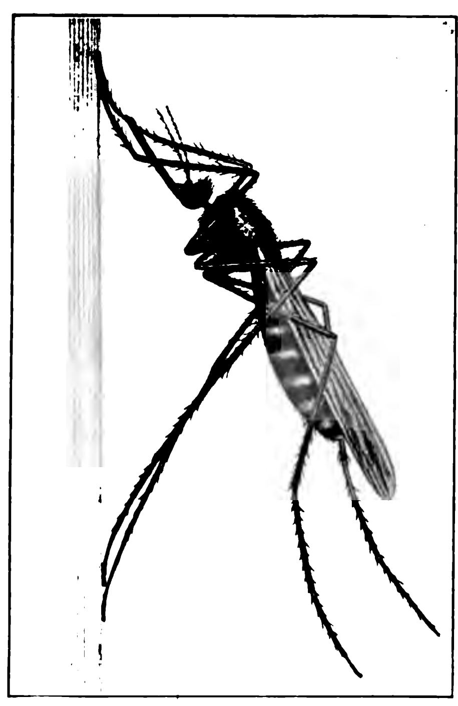


Abb. 141. Anopheles maculipennis Meig. Einer der wichtigsten Malariaüberträger in seiner charakteristischen Sitzweise. (Alle gefährlichen Anophelinen halten beim Sitzen den Hinterleib steil erhoben, so daß er einen Winkel mit der Unterlage bildet, die harmlosen Culex halten den Hinterleib parallel zur Unterlage.) Vergr. 10 mal. Orig. nach der Natur.

Es sind dies Tiere, welche den Raubtiercharakter der freien Beweglichkeit mehr und mehr einbüßen und immer mehr an das Tier gebunden erscheinen, das ihnen in seinem Blut die Nahrung liefert. Sie finden sich nur auf warmblütigen, mit Federn oder Haaren bedeckten Tieren und zeigen vielfach in der Form ihrer Gliedmaßen interessante Anpassungen an die Hautbedeckung ihrer Wirte. Klammern und Haken ermöglichen ihnen, speziell den Flöhen und Läusen, sich an den Haaren und Federn so fest zu halten, daß sie bei den Bewegungen des Tieres nicht abgestreift werden können; vielfach sind sie auch imstande, den Putz- und Reinigungsversuchen ihres Wirtes zu entrinnen. Haarkränze lassen sie fest in den Haaren haften und erlauben ihnen vielfach Bewegung nur in einer Richtung.

Die Wanzen und manche Flöhe sind noch am wenigsten an ihre Wirte gebunden. Das gilt vor allem von den Wanzen, die meistens nur nachts ihre Opfer aufsuchen, während sie tags sich in dunkeln Schlupfwinkeln aufhalten.

Unsere gewöhnliche Bettwanze (Abb. 143) ist am meisten in den östlichen Teilen von Europa und im näheren Orient verbreitet. Soweit ihre

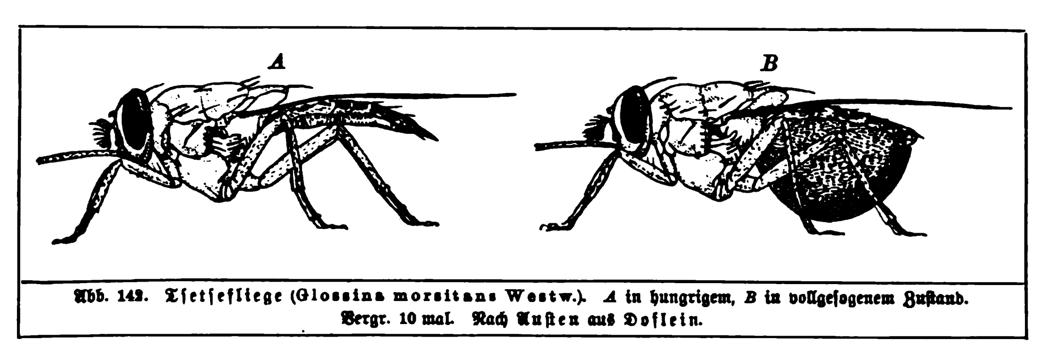
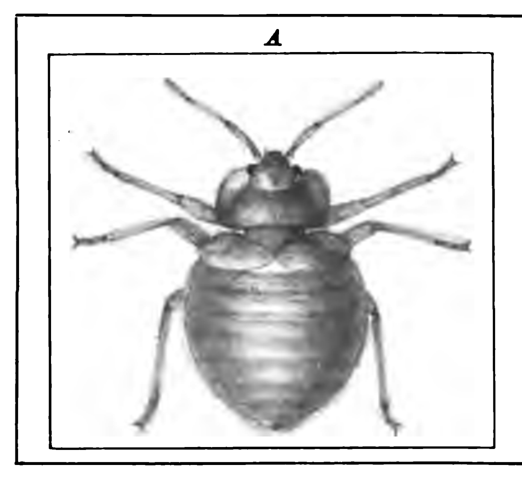


Abb. 142. Tsetsefliege (Glossina morsitans Westw.). *A* in hungrigem, *B* in vollgesogenem Zustand. Vergr. 10 mal. Nach Austen aus Doflein.

bisher umstrittene Rolle aufgeklärt ist, scheint sie weniger gefährlich als unangenehm und unappetitlich zu sein. Ihre nächste Verwandte jedoch, die indische Wanze (Cimex rotundatus) wird beschuldigt, in Indien eine schreckliche Krankheit, Kalaazar, bei welcher durch die Einwirkung eines Protozoons die Milz ungeheuer vergrößert wird, zu übertragen. In Brasilien vermittelt eine große Wanze von schwarzer Grundfarbe mit roten Flecken, Conorhinus megistus Burm. (Abb. 144), welche nachts den Menschen in die Wangen sticht, die Ansteckung mit einer gefährlichen Trypanosomenseuche.

Der Menschenfloh (Pulex irritans L. Abb. 145) ist ja auch ein Tier, welches oft auf lange Zeit seinen Wirt verläßt und ihn nur aufsucht, um an ihm Blut zu saugen. Die ganze Larvenentwicklung wird fern vom Menschen durchgemacht und zwar in Staub und Moder. Daher kommen Flöhe besonders massenhaft in alten und unreinlichen Häusern vor, wo sie in Ritzen des Fußbodens, hinter Brettern der Wandverkleidungen und an ähnlichen Orten sich entwickeln. Die vielen Hunderte von Floharten, welche bei den verschiedenartigsten Säugetieren nachgewiesen worden sind, findet man auch vielfach in den pflanzlichen Bestandteilen, welche deren Nachtlager oder Nestmaterial bilden. So kann man kaum ein Maulwurfsnest öffnen, ohne den großen Maulwurfsfloh massenhaft anzutreffen, auch wenn der Maulwurf selbst abwesend ist. Alle Säugetierarten fast haben ihre Flöhe, welche mehr oder minder streng an sie gebunden sind: Löwe, Tiger, Wolf, Hirsch und Zebra sind ebensowenig verschont wie der Eisbär und der Polarfuchs. Unter diesen vielen Arten verdient eine Form unser ganz besonderes Interesse: es ist das der Rattenfloh, welcher besonders im Orient sehr häufig ist und auch leicht auf den Menschen übergeht (Pulex cheopis Rothsch.). Dadurch ist er ganz außerordentlich gefährlich; denn er wird so zum Überträger der Pest. Es ist seit alters her bekannt, welch bedeutsame Rolle die Ratten bei der Übertragung der Pest spielen. Erst neuere Forschungen haben aber einwandfrei gezeigt, daß die furchtbare Krankheit eines Vermittlers



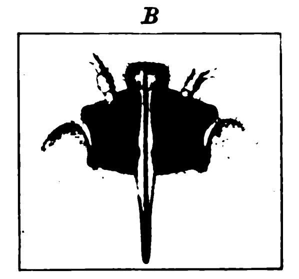


Abb. 143. Cimex (Acanthia) lectularia L. Bettwanze. *A* von oben, *B* Kopf und Rüssel von unten. Vergr. 7 mal. Orig. nach der Natur.

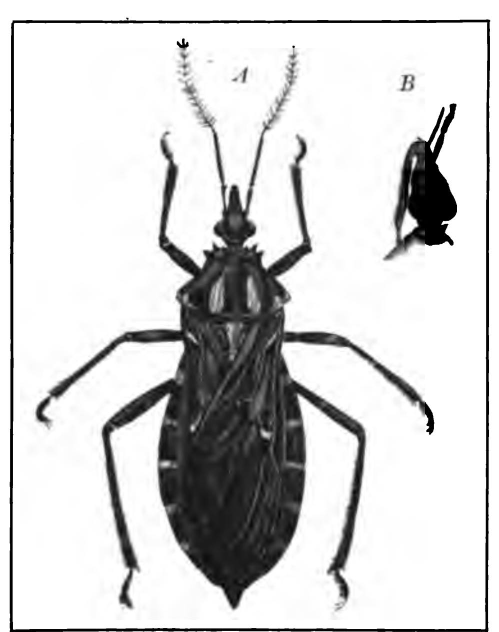


Abb. 144. Conorhinus megistus Burm. Brasilianische Raubwanze. Überträger von Schizotrypanum Cruzi Ch., dem Erreger des brasilianischen Trypanosomenfiebers. *A* ganzes Tier, vergr. 1½ mal; *B* Kopf mit Stechapparat, vergr. 4 mal. Nach Chagas.

zwischen den Ratten und den Menschen bedarf und das ist eben der Rattenfloh, der beim Stechen die Bakterien in das Blut des Menschen bringt. Ganz neuerdings ist endlich gefunden worden, daß der Hundefloh (Pulex serraticeps) eine gefährliche Milzkrankheit, die tödliche Milzvergrößerung (Leishmaniosis) der Kinder in Südeuropa und Nordafrika vom Hunde auf den Menschen überträgt. Ein unangenehmes Tier ist auch der Sandfloh (Sarcopsylla penetrans L.) (Abb. 146), der ursprünglich im tropischen Amerika heimisch, 1873 nach Afrika eingeschleppt wurde, wo er sich von der Westküste den Karawanenstraßen entlang immer weiter ausbreitet. Auch in anderen Erdteilen (China!) beginnt er aufzutreten. Das Männchen befällt die Opfer nur kurze Zeit, das Weibchen bringt mit dem Kopf voran in die Haut vor allem der Füße, der Zehen, bei Mensch, Hund und Schwein ein. Dort wächst es enorm heran und verursacht eine starke Schwellung. Der Hinterleib bleibt der Öffnung der Geschwulst zugekehrt und entleert die Eier, aus denen sich im Boden die Larven entwickeln.

Der alte Instinkt, welcher den Menschen Ekel vor dem Ungeziefer empfinden läßt, ist also durch die modernen Forschungen glänzend gerechtfertigt worden. Und ebenso steht es mit der letzten zu erwähnenden Gruppe blutsaugender Insekten, mit den Läusen. Auch sie sind in vielen Formen bei Vögeln und Säugetieren verbreitet und zeigen ganz besonders interessante Klammerapparate, die sie zum Klettern an Haaren und Federn und zum Festhalten befähigen. Sie erscheinen viel enger an ihren Wirt gebunden als die bisher behandelten Formen. Ihr ganzes Leben hindurch verlassen sie ihn nicht, und ihre Eier werden sogar in einer eigenartigen Weise an die Körperbedeckung ihrer Wirte angeklebt.

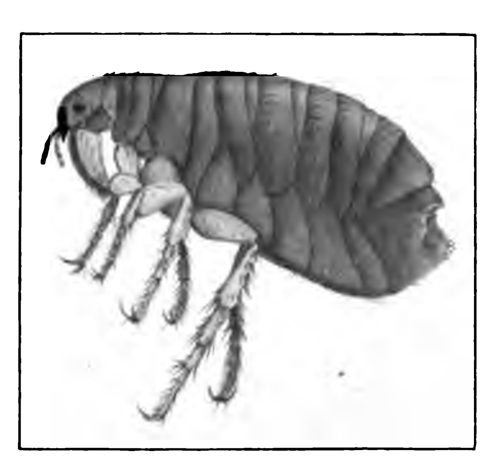


Abb. 145. Pulex irritans L. Menschenfloh. Vergr. 25 mal. Nach der Natur.

Bei den Kopfläusen des Menschen sind sie als sogenannte Nissen (Abb. 147 B) wohlbekannt, es sind dies gestielte feste Hüllen, in welchen die Eier der Austrocknung und allen möglichen Giften, welche die erwachsenen Läuse töten, zu widerstehen vermögen. Beim Menschen kommen bekanntlich außer der Kopflaus (Pediculus capitis L.) (Abb. 147) noch zwei Läusearten vor: die Filzlaus (Phthirius pubis Redi) und die Kleiderlaus (Pediculus vestimentorum Burm.). Jede dieser Formen ist an einen besonderen behaarten Bezirk des Körpers gebunden. Während die Kopflaus ausschließlich in den Kopfhaaren lebt, ist die Filzlaus auf die Scham-, Achsel- und Brauen-Haare beschränkt. Die Kleiderlaus jedoch lebt in den feinen

Härchen der übrigen Körperbedeckung und geht von ihnen leicht an die Kleider über. Sie ist die gefährlichste der drei Arten. Denn nach neuesten Untersuchungen überträgt sie das durch eine im Blut lebende Spirochaete hervorgerufene Rückfallfieber des Menschen.

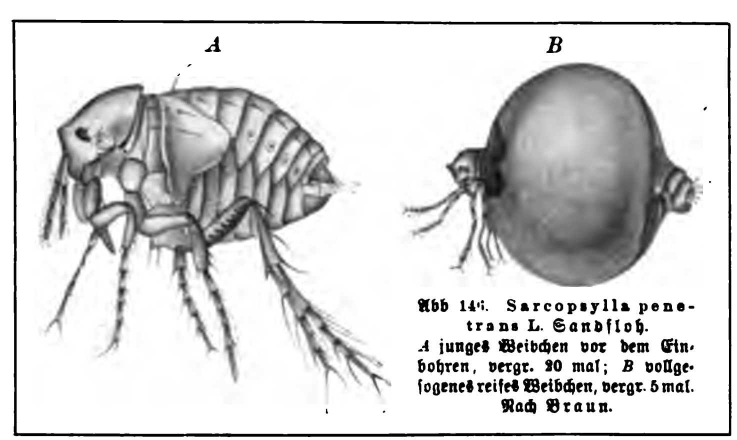


Abb 146. Sarcopsylla penetrans L. Sandfloh. *A* junges Weibchen vor dem Einbohren, vergr. 20 mal; *B* vollgesogenes reifes Weibchen, vergr. 5 mal. Nach Braun.

Damit spielt sie eine Rolle, welche auch eine ganze Anzahl blutsaugender Zecken zu gefährlichen und unangenehmen Besuchern des Menschen und der Tiere macht. Manche Zecken leben dauernd auf einem Wirt, machen auf ihm alle Häutungen, Begattung usw. durch, so Boophilus bovis, der sich nach der Häutung dicht neben der hängenbleibenden alten Haut, die er soeben verlassen hat, einbohrt. Die Argasiden jedoch machen in erwachsenem Zustand nur kurze nächtliche Besuche bei ihren Opfern um höchstens einige Stunden zu saugen. Während die jungen Zecken höchstens einige Monate hungern können, vertragen erwachsene Argasinen jahrelanges Hungern. Man hat Exemplare von Argas und Ornithodoros 4 bis 5 Jahre lang in trocknem Sand aufgehoben. Die Zecken gehören zu den Arachnoideen, sind also mit den Spinnen verwandte Tiere. Im erwachsenen Zustand sind sie achtbeinig, was sie wesentlich von den bisher behandelten zu den sechsbeinigen Insekten gehörigen Blutsaugern unterscheidet. Auch ihrer gibt es eine große Anzahl von Arten, die nicht nur an warmblütigen Tieren, sondern vielfach auch an Kaltblütern, landbewohnenden Reptilien saugen. In manchen Gegenden kann man keine Zauneidechse fangen, ohne in ihrer Halsregion oder in den Falten an den Weichen kleine Tierchen zu finden, die ganz außerordentlich an die mit ihnen nahe verwandten Milben erinnern. Es sind dies vielfach noch sechsbeinige Jugendstadien von Zecken, welche später an warmblütige Tiere übergehen, um in der Zeit, in der sie an letzteren saugen, ihre Geschlechtsreife zu erlangen. Von ihnen sei besonders der gewöhnliche Holzbock, auch als

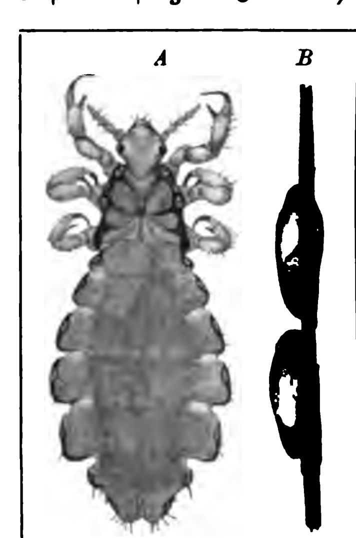


Abb. 147 Kopflaus (Pediculus capitis L.) *A* reifes Weibchen. Zu beachten die Klammerfüße, vergr. 30 mal; *B* Nissen; an einem Kopfhaar angeklebte Eier der Kopflaus, vergr. 60 mal. Orig. nach der Natur.

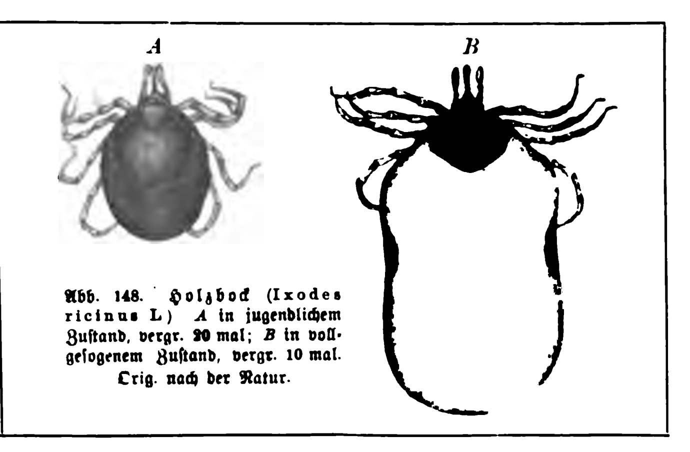


Abb. 148. Holzbock (Ixodes ricinus L.) *A* in jugendlichem Zustand, vergr. 20 mal; *B* in vollgesogenem Zustand, vergr. 10 mal. Orig. nach der Natur.

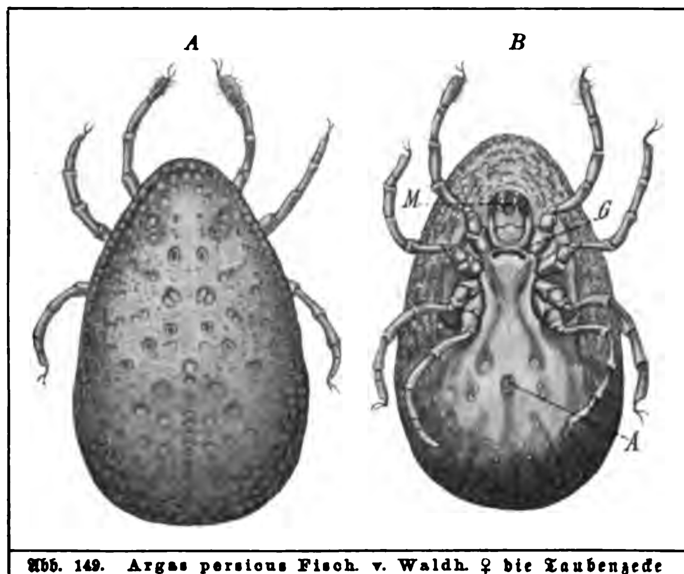


Abb. 149. Argas persicus Fisch. v. Waldh. ♀ die Taubenzecke aus Ägypten. *A* von oben; *B* von hinten, *M* Mundgliedmaßen, *G* Geschlechtsöffnung, *A* After. Vergr. 10 mal. Nach Doflein.

Hundezecke bezeichnet (Ixodes ricinus L., vgl. Abb. 148.), hervorgehoben. Die Zecken suchen gewöhnlich als ganz kleine Tiere, nachdem sie sich am oder im Boden aus dem Ei entwickelt haben, ihre Opfer auf. Entweder klettern sie an ihm in die Höhe oder lauern auf Pflanzen, um sich auf dasselbe herabfallen zu lassen und sich sofort fest anzuklammern. Nachdem sie ihren mit Widerhaken versehenen Rüssel (Abb. 152) in deren Haut gebohrt haben, beginnen sie mächtig heranzuwachsen, so daß sie in wenigen Tagen das sechzigfache des ursprünglichen Umfangs erreichen können. Die verschiedenen Zeckenarten verhalten sich nun während ihres Wachstums verschieden. Die einen machen sämtliche Häutungen auf einem Wirt durch, während andere vor jeder Häutung vom Wirte abfallen; letztere sind dann gezwungen, immer wieder neue Wirte aufzusuchen. Im Verlauf der verschiedenen Mahlzeiten, also oft nach mehrmaligem Wirtswechsel wird aus der Larve eine achtbeinige Nymphe, die aber erst nach weiteren Entwicklungsvorgängen geschlechtsreif wird. Die Begattung kann mehrmals erfolgen und zwar mit Spermatophoren; die in diesen enthaltenen Samenfäden werden erst frei, wenn das Weibchen wieder auf einem Wirt saugt, und steigen dann zum Ovar auf, wo die Befruchtung erfolgt. In allen Fällen fällt das geschlechtsreife Weibchen nach der Befruchtung der Eier von ihrem Wirte ab, um am Boden zu sterben und

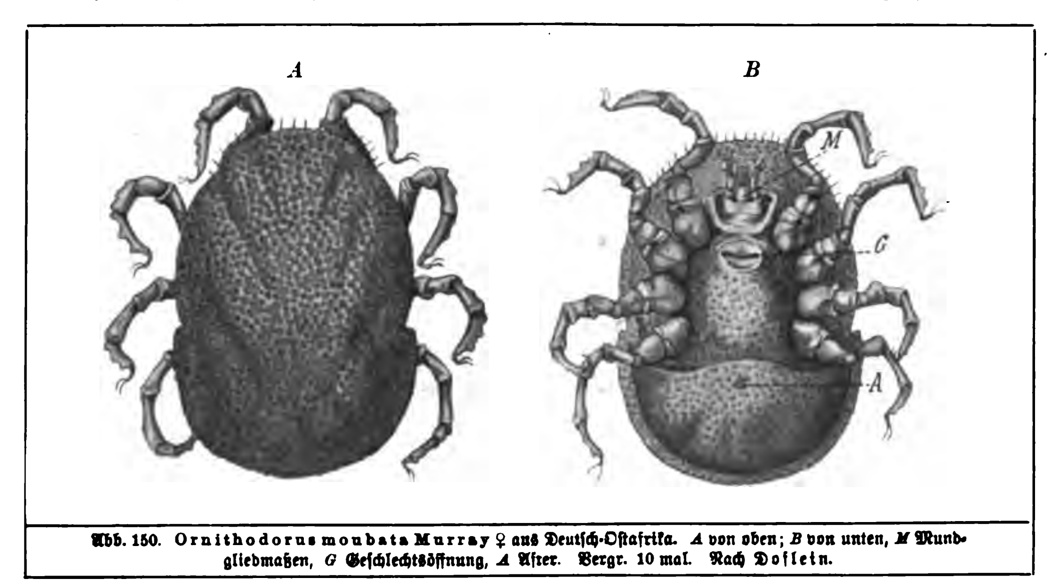


Abb. 150. Ornithodorus moubata Murray ♀ aus Deutsch-Ostafrika. *A* von oben; *B* von unten, *M* Mundgliedmaßen, *G* Geschlechtsöffnung, *A* After. Vergr. 10 mal. Nach Doflein.

dort ihre Eier zu hinterlassen. Mit der Eiablage beginnt das Weibchen des Holzbocks acht Tage, nachdem es von seinem letzten Wirt abgefallen ist.

Zu bemerken ist ferner, daß die Zecken teils in den Speicheldrüsen teils in besonderen Drüsen an den Vorderbeinen ein Anticoagulin, d. h. ein die Gerinnung des Blutes hemmendes Ferment produzieren.

Die genaue Kenntnis der Lebensgeschichte der Zecken ist von großer Wichtigkeit, da viele Zeckenarten Krankheiten übertragen. Die Prophylaxe dieser Krankheit hängt nun sehr von der Lebensweise der übertragenden Zecken ab. So kann man z. B. bei Zecken, welche ihr ganzes Leben auf einem Tier zubringen, wie Boophilus annulatus Say., der Überträger des Texasfieber der Rinder, die Prophylaxe viel leichter durchführen als bei solchen, welche während ihres Lebens mehrmals neue Wirte aufsuchen. Die Krankheiten, welche durch Zecken übertragen werden, sind teils durch Spirochaeten verursacht, wie z. B. das afrikanische Rückfallfieber des Menschen, welches durch die Zecke Ornithodorus moubata Murray (Abb. 150) vermittelt wird, und die Spirochaetosen der Gänse, Hühner, Rinder usw. Die Zecken übertragen aber auch jene schweren Krankheiten der Rinder, welche als Bluthamen bekannt sind und durch eigenartige kleine Parasiten der roten Blutkörperchen, die man als Babesien bezeichnet, verursacht werden. Es sind vor allen Dingen Zecken aus der Gattung Rhipicephalus (Boophilus) (Abb. 151), deren Saugen diese gefährlichen Krankheiten verbreitet, welche übrigens auch bei Pferden, Schafen, Affen, Mäusen usw. beobachtet worden sind.

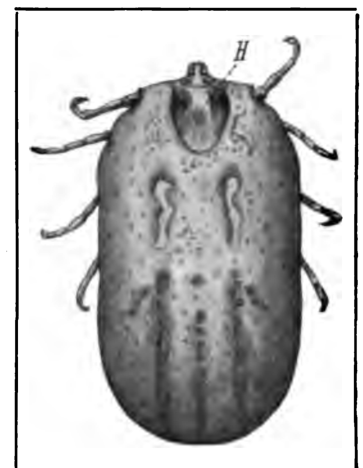


Abb. 151. Boophilus decoloratus Koch. Afrikanische Rinderzecke aus Deutsch-Ostafrika. Vollgesogenes Weibchen. Vergr. 6mal. Nach Doflein.

Die zuletzt behandelten Formen von Blutsaugern sind vielfach so eng an ihren Wirt gebunden, vielfach so stark durch diese Gebundenheit in Körperbau und Funktionen beeinflußt, daß man mit einem gewissen Recht sie als Parasiten bezeichnen kann. Es ist wohl auch anzunehmen, daß das Blutsaugen einen der Wege darstellt, auf welchem manche Tiere zur parasitischen Lebensweise gelangt sind. Es gibt ja unter den mit den Zecken nächstverwandten Tieren Formen wie die Linguatuliden (vgl. S. 293), welche zu echten Binnenparasiten geworden sind. Auch bei den übrigen Gruppen der Parasiten gibt es Formen welche Blut saugen. So sind die ectoparasitischen Trematoden meist Blutsauger, und auch unter den entoparasitischen Trematoden sind Arten wie die Leberegel (Fasciola hepatica L.) echte Blutsauger. Auch unter den Nematoden gibt es Formen, die, wiewohl sie an der Innenwand des Darmes sitzen, dennoch Blut aus der Schleimhaut entnehmen.

Unter den Würmern gibt es aber auch Formen, welche in ihren ganzen Lebensgewohnheiten mehr den raubtierähnlichen Blutsaugern anzureihen sind. Es sind das die Blutegel. Die Blutegel oder Hirudineen zerfallen in zwei Ordnungen, welche nach ihrer Mundbewaffnung als Rüsselegel und Kieferegel unterschieden werden. In diesen beiden Ordnungen gibt es neben echten Räubern (vgl. S. 130) blutsaugende Formen, welche uns die nahen Beziehungen zwischen den beiden Typen der


Abb. 152. Stechrüssel von Ixodes ricinus L. Nach Reichsgesundheitsamt aus Biedermann.

Ernährung ebenso klar demonstrieren können, wie die vorhin beschriebenen Fliegen.

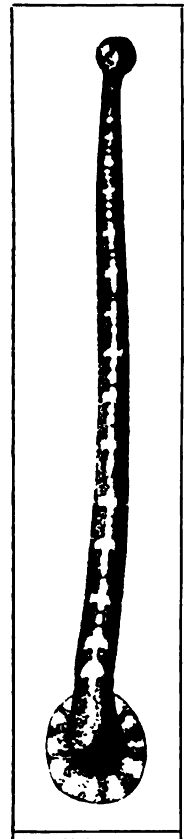


Abb. 153. Piscicola geometra Mg. T. Fischegel. Vergr. 4 mal. Nach Doflein.

Diejenigen Kieferegel, deren Kiefer nur aus Längsfalten oder stumpfen Kanten bestehen, nähren sich ja von kleinen Tieren (vgl. S. 130). Diejenigen Formen aber, die wie der medizinische Blutegel (Hirudo medicinalis L.) oder wie die Landblutegel der Tropen mit feinen scharfgesägten Kiefern ausgestattet sind, durchbohren mit denselben die Haut von Warmblütern und saugen deren Blut. Es ist bekannt, daß die medizinischen Blutegel in manchen Gegenden für Badende eine Gefahr darstellen können, und welche Landplage die Landblutegel sind, darüber können wir in den Berichten aller Tropenreisenden lesen. Die Vettern Sarasin schreiben in ihrem Buche über Celebes, daß in den Gegenden, in denen die Landblutegel häufig sind, viele Säugetiere überhaupt nicht existieren können. Der kleine eigenartige zelebensische Wildbüffel, Anoa, kann in seinem Gebiete nur deswegen fortkommen, weil seine Haut so dick ist, daß die Blutegel sie nicht mit ihren Kiefern durchbohren können.

Unter den Rüsselegeln gibt es nicht weniger unangenehme Vertreter. Die Fischegel, aus der Gattung Piscicola Blainville (Abb. 153) kommen oft in ganzen Scharen auf unseren Süßwasserfischen, Karpfen, Hechten, Schleien, Barben, vor. Die blutenden Wunden, die sie verursachen, machen die Fische oft sehr krank und wenn sie sehr zahlreich sind, so können sie ihre Opfer töten. Ihnen sehr nahe verwandt sind die amerikanischen Blutegel aus der Gattung Haementaria de Fil., welche in der Heilkunst in der Neuen Welt eine ähnliche Rolle spielen oder gespielt haben wie der medizinische Blutegel bei uns.

Alle diese Blutsauger, Insekten ebenso wie Würmer, sind durch bestimmte Anpassungen ausgezeichnet, welche ihnen ihre Ernährungsweise ermöglichen. Sie müssen Vorrichtungen haben, um ihr Opfer anzubohren oder anzustechen; ferner einen Apparat zum Saugen, der meist im Kopf oder Körper liegt und infolgedessen eine Zuleitungsröhre voraussetzt. Die Aufgabe ist bei den verschiedenen Formen in verschiedener Weise gelöst. Stets finden wir am Vorderdarm eine muskulöse Anschwellung oder eine von Muskeln umgebene erweiterungsfähige Blase, welche als Saugpumpe funktioniert. Die Vorrichtungen zum Anbohren, also die Stechrüssel der Insekten, der Schneidapparat der Kieferegel und der Bohrrüssel der Rüsselegel sind im ersten Bande dieses Werkes geschildert worden. Die Abbildungen auf S. 203 u. 204 tragen des weiteren dazu bei, diese Verhältnisse zu illustrieren.

Mit ihnen sind aber die besonderen Anpassungen der Blutsauger nicht erschöpft. Das Blut der höheren Tiere, welches sie saugen, ist mit der Eigenschaft der Gerinnungsfähigkeit ausgestattet. Kaum hätte ein Blutsauger zu saugen angefangen, so würde das gerinnende Blut die von ihm gebohrte Öffnung wieder verstopfen, wäre das Tier nicht imstande, die Gerinnung zu verhindern. Alle genau daraufhin untersuchten Blutsauger (Blutegel, Zecken usw.) scheiden aus besonderen Drüsen, meist den Speicheldrüsen eine Flüssigkeit ab, die ein gerinnunghinderndes Ferment (Antikagulin) enthält. Wir sehen auch bei sehr vielen von ihnen in den Mundwerkzeugen neben der Saugröhre, mit welcher sie das Blut in ihren Magen pumpen, ein besonderes Röhrchen ausgebildet, durch welches sie die Speichelflüssigkeit in die Wunde spritzen. Mit dem Speichel gelangen vielfach auch reizende Substanzen (Gifte,

Säuren) in die Wunde, welche eine Hyperämie der gestochenen Stelle verursachen. Das zusammenströmende Blut steht also dem saugenden Tier in zunehmender Fülle zur Verfügung. Neuerdings ist angegeben worden, daß diese reizende Substanz bei den Schnaken durch symbiotische Hefen erzeugt werden soll, die sich im Magen der Stechfliegen vorfinden.

Im Magen und in den Speicheldrüsen der Blutsauger befinden sich aber vielfach die Keime jener Parasiten und Krankheitserreger, welche die Blutsauger, wie wir vorhin sahen, so gefährlich machen. Das Blut, das aus den Wunden gesaugt worden ist, verbleibt oft sehr lange im Magen und Darm des Blutsaugers. Und so haben denn Stadien von Parasiten, welche beim Blutsaugen aus dem Wirt aufgenommen worden sind, alle Gelegenheit, eine oft komplizierte Entwicklung durchzumachen. Aus derselben resultieren Keime, welche im Verlauf ihrer Entwicklung meist in die Speicheldrüsen gelangen und von ihnen aus beim Stich in einen neuen Wirt übertragen werden.

Wir sagten gerade soeben, daß das Blut oft lange im Darm des Blutsaugers verweilt. Die Blutsauger haben ja nicht jeden Moment Gelegenheit, sich ihre Nahrung zu verschaffen; sie sind meist extreme Spezialisten, die nur von dem Blut bestimmter Tiere oder bestimmter Kategorien von Tieren leben. So kommt es vor, daß sie oft Wochen und Monate lauern müssen, bis sie eine geeignete Mahlzeit zu sich nehmen können. Ja, manche Reisende haben sogar geglaubt, daß viele Blutsauger ihr ganzes Leben lang nicht zu einer normalen Mahlzeit gelangen. So sprechen die Sarasins die Meinung aus, daß bei den Landblutegeln von Milliarden kaum einer während seiner Existenz dazu komme, sich an warmem Blut vollzusaugen. Jedenfalls muß ein solcher Blutsauger also, wenn er zu seiner Mahlzeit kommt,

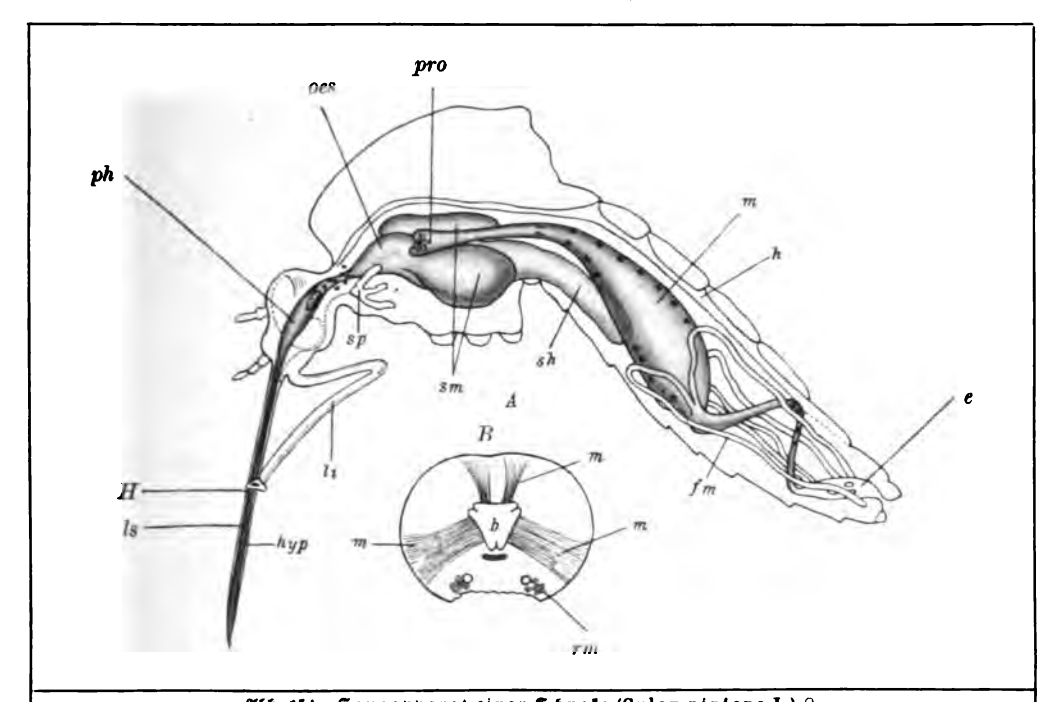


Abb. 154. Saugapparat einer Schnake (Culex pipiens L.) ♀.
A Schematischer Längsschnitt durch den Körper: *h* Herz, *sp* Speicheldrüsen. *hyp* Hypopharynx, *ls* Oberlippe, *li* Unterlippe, *ph* Pharynx, pro Proventrikulus, *sm* Saugmagen (Nebenreservoire), *sh* Hauptreservoir. *m* Mitteldarm (Magen), *fm* Malpighische Gefäße, *e* Enddarm. *H* markiert die Oberfläche der Haut, in welche das Tier gerade sticht. *B* Querschnitt durch den hinteren Teil des Kopfes, um den Bau des Saugorgans zu zeigen: *b* Lumen des Pharynx, *m* die Muskeln, welche den Pharynx erweitern, *rm* Rückziehmuskeln der Maxillen.
Abgeändert nach Schaudinn und Dimmock.

sich gehörig vollsaugen. So haben sie denn vielfach sehr erweiterungsfähige Därme, ja oft Aussackungen an den Mägen und Därmen, welche als Vorratskammern für das gesaugte Blut dienen. Bei Fliegen und Schnaken, wie überhaupt saugenden Insekten findet sich am Vorderdarm eine Blase, die das aufgesaugte Blut zunächst aufnimmt; ist sie prall voll, so öffnet sich ein Ventil, das vorher den Darm abschloß, während jetzt der Schlund gegen den Mund abgesperrt wird. Die Vorratsblase gibt nun ihren Inhalt an den Darm ab, worauf der Schlund sich zu einem neuen Saugakt öffnet. Vielfach finden sich bei Blutsaugern Aussackungen am Mitteldarm. Die Abbildungen (Abb. 157) von einem Blutegel und einer Zecke illustrieren das merkwürdige Verhalten, welches die übereinstimmende Lebensweise bei ganz verschiedenen Tiergruppen zur Folge hat. Auch beim weiblichen Sandfloh (Sarcopsylla penetrans L.) ist in demjenigen Stadium, in dem er sich von Blut nährt, der Mitteldarm ein verzweigter Sack, dessen Fortsätze sich unregelmäßig zwischen die übrigen Organe erstrecken. Die merkwürdigen, bis in die Beine sich erstreckenden Darmblindsäcke der Spinnen sind vielleicht auch mit deren Ernährungsweise in Zusammenhang zu bringen; denn sie saugen ja auch das Blut resp. die nahrungsreichen Körpersäfte und aufgelösten Körpersubstanzen aus ihren Opfern. Bei den Zecken wird während der langsamen Verdauung des Blutes in den Darmepithelzellen eine Menge von Exkretstoffen abgelagert. Ehe die Ixodiden eine neue Mahlzeit aufnehmen, stoßen sie die ganzen beladenen Zellen zugleich mit den Harnkristallen ihrer Malpighischen Gefäße durch den Enddarm aus. Das können die Argasinen nicht; denn bei ihnen ist, offenbar im Zusammenhang mit der hohen Ausnutzbarkeit der Blutnahrung, die keine Fäkalien liefert, die Verbindung zwischen Mittel- und Enddarm verloren gegangen.

Abb. 155. Vorderende eines gewöhnlichen medizinischen Blutegels (Hirudo medicinalis L.) von oben aufgeschnitten. *k* Kiefer. *p* Pharynx mit den radiär ansetzenden Saugmuskeln. Nach Pfurtscheller.

An dieser Stelle wollen wir auch einer Gruppe von Tieren gedenken, welche seit jeher in hohem Maße die Volksphantasie beschäftigt hat. Es sind dies die Vampyre. In den Naturgeschichten des vorigen Jahrhunderts finden sich eine Menge einander widersprechender Angaben über diese Tiere. Die neuere Forschung hat ergeben, daß diejenigen südamerikanischen Fledermäuse, denen man den wissenschaftlichen Namen der Vampyre gegeben hat, keine Blutsauger sind. Es gibt aber dennoch in Südamerika blutsaugende Fledermäuse. Dies sind Angehörige der Gattungen Diphylla und Desmodus, welche mit feinen spitzen Zähnen die Haut von Huftieren und auch des Menschen zu durchbohren vermögen und in ihren eigenartig abgeänderten Magen Blut saugen. Dort kann es noch in geronnenem Zustand bei konservierten Spiritusexemplaren nachgewiesen werden. Und nun finden wir bei diesem Tier eine ganz merkwürdige Anpassung, welche uns an das erinnert, was wir vorhin bei den blutsaugenden Wirbellosen schilderten.



Abb. 156. Ceylonischer Landblutegel auf der Lauer (Haemadipsa Ceylonica). Orig.

Die Speiseröhre ist sehr eng, so daß geformte Nahrung kaum geschluckt werden könnte. Mit den beiden breiten, scharfen ersten Schneidezähnen schneiden sie ein ovales, linsengroßes Stück Haut weg und erzeugen so eine sehr stark blutende Wunde. Max Weber schreibt über den Darm dieser unheimlichen Fledermaus: „Einzig unter Säugetieren steht der Magen von Desmodus da. Cardia und Pylorus liegen nebeneinander, der pyloriale Blindsack aber ist darmartig nach links verlängert und erreicht, mit Blutkoagula gefüllt — bekanntlich saugt das Tier Blut — zwei Drittel der Darmlänge (Huxley)."

In diesem Vorratsmagen macht das Blut offenbar wie bei den andern Blutsaugern seinen langsamen Verdauungsprozeß durch, während dessen die Fledermaus in einem starreähnlichen Zustand in einer Höhle oder einem Baumloch hängt.

Die blutsaugenden Fledermäuse gehören in die nächste Verwandtschaft von fruchtfressenden Gattungen. Diese ernähren sich nun in einer Weise, welche ihnen den Übergang zum Blutsaugen sehr erleichtern mußte. Wir können sie nämlich am besten als **Fruchtsauger** bezeichnen. Die Vampyre, Blattnasen und Langzungenvampyre (Phyllostomiden, Glossophagen) leben von Insekten, hauptsächlich aber von Früchten, deren Saft sie aussaugen. Die Glossophagen bedienen sich zum Anbohren und Auslecken der Früchte ihrer spitzen, von rückwärts gerichteten Hornpapillen besetzten Zunge. Sie besitzen auch z. B. die Verlängerung des Magens in der Pylorusregion, welche als Reservoir für die Fruchtsäfte dient (Abb. 158). Auch unter den Flughunden oder Großfledermäusen, die sich ausschließlich von Pflanzennahrung erhalten, gibt es Fruchtsauger. Unter ihnen ist besonders merkwürdig der Hammerkopf-Flughund (Hypsignathus monstrosus Allen), dessen wulstig verbreiterte Lippen geradezu einen Saugrüssel bilden, dessen Saugpumpe durch den beim Männchen enorm verlängerten, die Lungen bedeckenden, bis zum Zwerchfell reichenden Kehlkopf gebildet werden soll. Mit ihm soll er die Feigenfrüchte aussaugen, und er würde dann auch als Reservoir für die Nahrungsflüssigkeit dienen.

Auch bei den wirbellosen Tieren finden wir die Blutsauger in den nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu Pflanzensaugern, so daß auch da der Schluß nahe liegt, daß Anpassungen, welche zur Ausbeutung von Pflanzen ausgebildet worden waren, nachträglich in den Dienst des Blutsaugens gestellt worden sind. Die blutsaugenden Fliegen, Wanzen und Läuse sind ja nahe verwandt mit Tierformen, die sich von Pflanzensäften nähren. Bei den Fliegen, welche Blüten besuchen, sind nicht selten die Rüssel mit ihren Stiletts so aus-

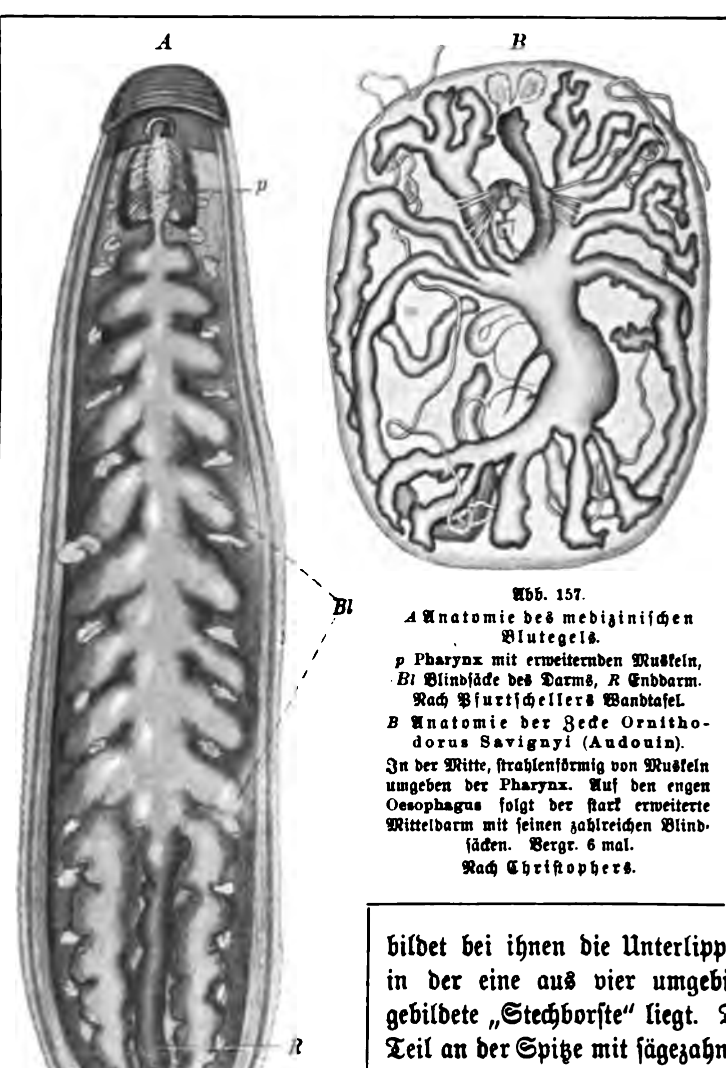


Abb. 157.
A Anatomie des medizinischen Blutegels.
p Pharynx mit erweiternden Muskeln, *Bl* Blindsäcke des Darms, *R* Enddarm. Nach Pfurtschellers Wandtafel.
B Anatomie der Zecke Ornithodorus Savignyi (Audouin).
In der Mitte, strahlenförmig von Muskeln umgeben der Pharynx. Auf den engen Oesophagus folgt der stark erweiterte Mitteldarm mit seinen zahlreichen Blindsäcken. Vergr. 6 mal.
Nach Christophers.

gebildet, daß nur ein geringer Schritt genügt, um sie zu einem Blutsaugorgan zu machen. Das aus den chitinisierten Pharynxwandungen mit den ansitzenden Muskeln gebildete Pumpwerk, die Saugsäcke resp. Reservoirs am Darm sind vorhanden resp. vorgebildet, die Speicheldrüsen sind sehr entwickelt und dienen bereits dazu, um aus dem Mund Sekret zu entleeren zu Verflüssigung und Vorbehandlung der Nahrung. Die ausgesprochenste Anpassung an das Pflanzensaugen finden wir aber bei den Verwandten der Wanzen, bei den Rhynchoten oder Schnabelkerfen. Wie im ersten Band auseinandergesetzt wurde, bildet bei ihnen die Unterlippe eine gegliederte Rinne, in der eine aus vier umgebildeten Mundgliedmaßen gebildete „Stechborste" liegt. Dieselbe ist spitz und zum Teil an der Spitze mit sägezahnähnlichen Zacken versehen. Die Maxillen, welche ihren innersten Teil bilden, liegen so zusammen, daß sie eine oder zwei Röhren umschließen. Sind es zwei, so dient die eine zum Saugen, die andere zur Entleerung des Speicheldrüsensekrets; ist nur eine vorhanden, so dient sie beiden Zwecken. Der Pharynx bildet eine gewundenes längliches Rohr, das vom Mund ausgeht, eine stark chitinisierte Wandung besitzt und durch eine Reihe von Muskeln erweitert werden kann. Indem dieselben der Reihe nach von vorn nach hinten sich kontrahieren und dann wieder erschlaffen, wird der Pflanzensaft ausgesaugt und nach hinten getrieben.

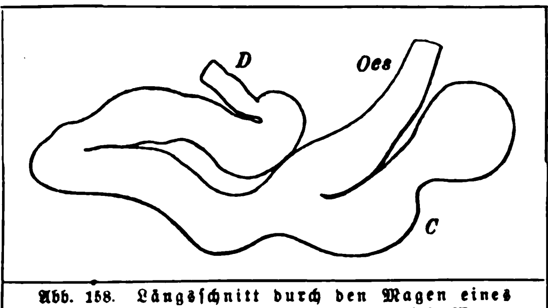


Abb. 158. Längsschnitt durch den Magen eines „Vampyrs". *Oes* Speiseröhre, *D* Darm, *C* Cardialer Magenblindsack. Nach Home aus Biedermann.

So saugen Cikaden, Wanzen, Pflanzenläuse an der Oberfläche von allen möglichen Pflanzenteilen, indem sie ihren Rüssel durch das harte äußere Gewebe der Pflanzen durchstoßen und dann mit der Stechborste diejenigen Zellen aufsuchen, welche flüssigen, nährstoffreichen Inhalt besitzen. Jeder von uns hat schon Zweige, die mit Blattläusen (Aphiden) besetzt waren, etwa an Rosen oder Holundersträuchern beobachtet und gesehen, wie jedes der Tiere den feinen Rüssel in die Haut der Pflanze versenkt hielt. Noch dauernder sind ja die Schildläuse (Cocciden) an den Ort gebunden, an dem sie einmal zu saugen begonnen haben. Sie lösen ihren Rüssel oft überhaupt nicht mehr in ihrem ganzen Leben aus dem Bohrloch, in das sie ihn einmal versenkt haben. Alle diese Formen saugen auch schon im Larvenzustand an den Pflanzen. Ebenso die Wanzen und Cikaden, welch letztere als Larven vielfach in der Erde leben und an Wurzeln saugen.



Abb. 159. Pflanzenläuse (Aphis sp.) in verschiedenen Altersstadien und Geschlechtern am grünen Stengel einer Doldenpflanze saugend und dabei von Ameisen besucht. Vergr. 10 mal. Orig. nach dem Leben.

Wir werden in späteren Abschnitten noch wiederholt auf wichtige Lebenserscheinungen bei diesen interessanten Tieren einzugehen haben; hier wollen wir nur auf ihre Ernährungsbesonderheiten zu sprechen kommen und dabei müssen wir ein eigenartiges Organ erwähnen, welches allen saugenden Rhynchoten gemeinsam ist, den kauenden Läusen und Mallophagen (vgl. S. 248) jedoch fehlt. Es ist dies die sogenannte „Wanzenspritze“, ein mit einer elastischen, gefalteten Chitinwand umhüllter Sack, dessen Innenraum durch Anziehen eines Muskels, wie durch Zurückziehen eines Pumpenkolbens vergrößert werden kann. Am Boden des Hohlraums befindet sich eine Chitinplatte, die wie ein Klappenventil bei verringertem Druck, also bei Zurückziehung des Pumpenkolbens, sich hebt. Es kann dann aus der unter ihr gelegenen Mündung der Speicheldrüsen deren Sekret in die „Pump-

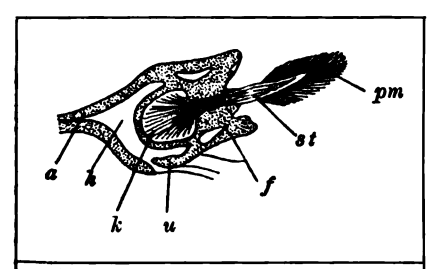
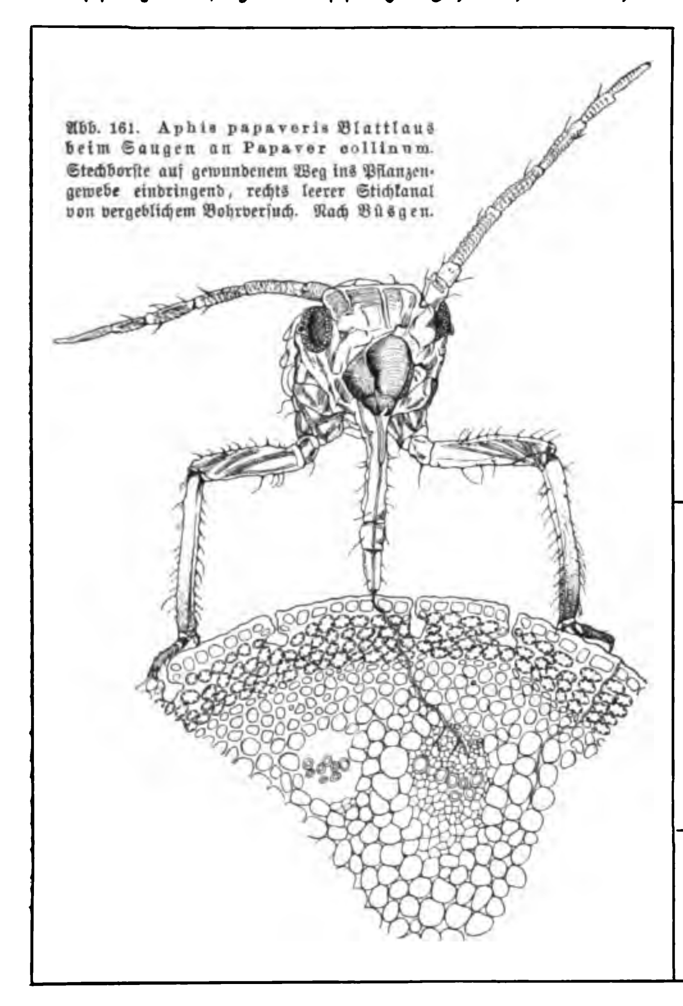


Abb. 160. „Wanzenspritze" von Pyrrhocoris apterus.
f Pumpenflasche, u Ventil, k Kolben, h Hohlraum, a Ausführgang, st Kolbenstange, pm Pumpmuskeln. Stark vergrößert. Nach Wirsche.

flasche" einströmen. Läßt die Kontraktion des Pumpenkolbenmuskels nach, so schnellt durch die Elastizität der Chitinhaut der Kolben vor. Dabei schließt sich das Ventil über der Speicheldrüsenmündung und der Inhalt der Pumpflasche wird in den Ausführgang des ganzen Gebildes getrieben, der in das Rohr der Stechborste führt (Abb. 160).

So kann also beim Stich eine beträchtliche Quantität Speichel in die Wunde entleert werden. Bei blutsaugenden Rhynchoten, bei denen wir ihre Bedeutung resp. die des Speichels schon kennen gelernt haben, ist die Wanzenspritze schwächer entwickelt, als bei pflanzensaugenden. Bei letzteren hat sie nämlich eine besondere, wichtige Bedeutung. Daß durch den Reiz des alkalischen Sekrets die Säfte der Pflanze der Wundstelle in verstärktem Maß zuströmen, ist wohl von untergeordneter Bedeutung. Ihre wichtigste Rolle enthüllt sich durch die Befunde, welche Büsgen bei seinen Untersuchungen über die Beziehungen der Pflanzenläuse zu den Pflanzen gehabt hat. Er hat nämlich gefunden, daß die Stechborste bei Aphiden und Cocciden sehr tief durch lebendes und totes Gewebe, durch Zellen und Zellenwände bis zu den ansaugwürdigen Zellen dringen kann. Die Bohrtätigkeit wird von den scharfen, an der Spitze rauhen Maxillarborsten ausgeführt; manchmal sind sogar Sägezähne an deren Spitze vorhanden, welche die Anwendung nach Art einer Raspel oder Säge ermöglichen (z. B. bei der Schildlaus Orthezia cataphracta nach List). Die

Abb. 161. Aphis papaveris Blattlaus beim Saugen an Papaver collinum. Stechborste auf gewundenem Weg ins Pflanzengewebe eindringend, rechts leerer Stichkanal von vergeblichem Bohrversuch. Nach Büsgen.



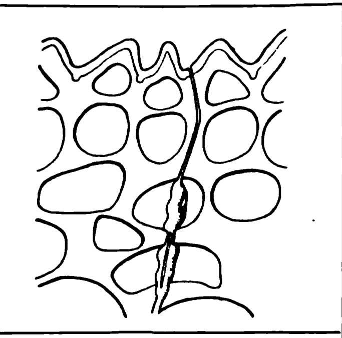


Abb. 162. Partie des Stichkanals einer Blattlaus (Aphis viburni) in Pflanzengewebe von Viburnum opulus. Die Teile im Lumen der Zellen sind von Gallerte umscheidet. Nach Büsgen.

Richtung des Stichs ist nicht immer geradlinig, sondern infolge der Biegsamkeit und freien Beweglichkeit der Stechborsten oft gebogen (Abb. 161). Untersucht man Stichkanäle von Pflanzenläusen genauer, so findet man sie vielfach von einer Scheide aus gallertiger, stark lichtbrechender Substanz umschlossen. Diese ist dann besonders stark und deutlich ausgebildet, wenn der Stichkanal in seinem Verlauf Zellwände und sonstige feste Substanzen verläßt und frei durch das Lumen einer Zelle oder eines Intercellularraums hindurchgeht (Abb. 162). Diese eiweißartige Substanz entstammt unzweifelhaft den Speicheldrüsen der Pflanzenläuse. Sie erstarrt offenbar sofort nach der Entleerung und bildet für die Saugborsten bei ihrer Bohrtätigkeit eine Stütze, erleichtert eventuell auch als geschlossenes Rohr wirkend die Saugtätigkeit. Letztere besteht in dem Aussaugen des Inhalts von Zellen, wobei immer eine Zelle nach der andern angebohrt und ausgesaugt wird, nicht etwa die leitenden Gefäßbündel der Pflanze aufgesucht werden. Es werden also dabei in reichlichem Maße sowohl Eiweißstoffe als Kohlehydrate gewonnen.

8. Planktonfresser.

Unter den Tieren, welche andere Tiere fressen, hätten wir eine Sondergruppe mit einigermaßen omnivorem Charakter hervorzuheben. Es sind dies die Planktonfresser. Sie fressen meist alle möglichen Tiere, vielfach dazwischen auch Pflanzen, doch nur solche, die

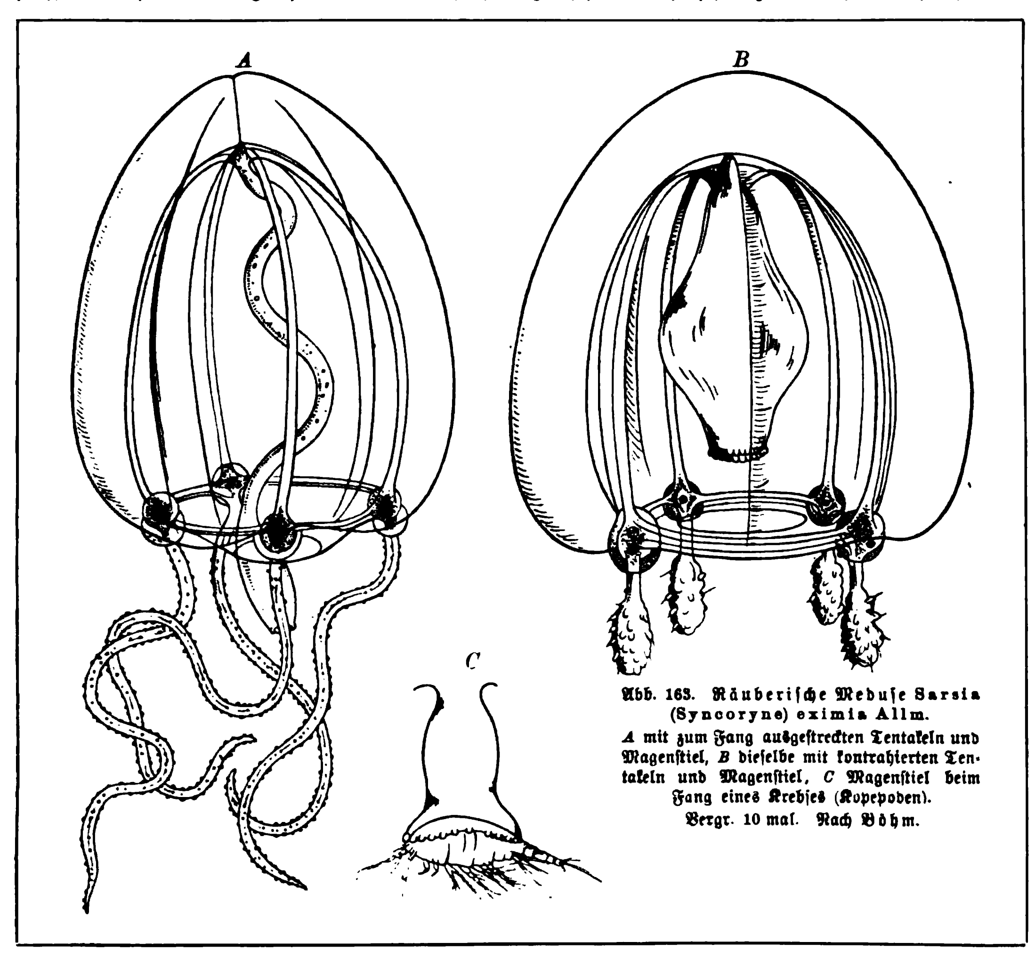


Abb. 163. Räuberische Meduse Sarsia (Syncoryne) eximia Allm. A mit zum Fang ausgestreckten Tentakeln und Magenstiel, B dieselbe mit kontrahierten Tentakeln und Magenstiel, C Magenstiel beim Fang eines Krebses (Kopepoden). Vergr. 10 mal. Nach Böhm.

an das Planktonleben angepaßt sind und infolgedessen frei umhertreibend das Meer erfüllen. Wir wollen natürlich hier nicht diejenigen Formen erörtern, welche einzelne Planktontiere einfangen, die ihnen an Körpergröße annähernd oder vollständig gleichkommen. Solche Formen sind natürlich ganz ähnlich ausgebildet wie die übrigen räuberischen Tiere und haben ähnliche Instinkte und Lebensgewohnheiten. Wir haben sie daher häufig als Beispiele an früheren Stellen angeführt. Die Formen, die uns hier beschäftigen sollen, nehmen in großen Mengen die kleinen Organismen des Planktons auf, welche viel kleiner sind als sie selber. Also zunächst haben wir es mit den Makroplanktonten, den Großplanktontieren, zu tun, welche sich von dem sogenannten Meso- und Mikroplankton ernähren, das heißt von den kleinen und kleinsten planktonischen Organismen. Die meisten von ihnen benützen zur Erbeutung derselben besondere Vorrichtungen. So kommen z. B. bei Amphipoden, bei Phronimen, bei Squillidenlarven an den Gliedmaßen merkwürdige Zangen und Schnappmesser vor, mit denen sie ohne stärkere Körperbewegung die vorübertreibenden Organismen fangen können. Die planktonischen Protozoen strecken nach allen Seiten ihre feinen, klebrigen Pseudopodien aus, an denen die kleinen Organismen hängen bleiben, um dann in das Körperplasma eingezogen zu werden. Ähnlich wirken die an Tentakeln, Senkfäden, Mundfäden usw. sitzenden Nesselzellen und Klebzellen bei Staatsquallen, Medusen und Ctenophoren. Mit ihrer Hilfe wird immer die Beute, die meistens aus kleinen Krebsen, allerhand Larven usw. besteht, geradezu geangelt.

Als in besonderer Weise an die Planktonnahrung angepaßte Tiere müssen wir aber diejenigen betrachten, welche mit Filtriervorrichtungen versehen sind. Solche Formen lassen das an Nährmaterial in manchen Fällen relativ arme Meerwasser durch bestimmte Teile ihres Körpers hindurchpassieren, wobei die brauchbaren Bestandteile, also die kleinen Planktonorganismen, durch besondere Einrichtungen abgeseiht werden.

Ein besonders interessantes Beispiel bieten uns eine Anzahl von Medusen. Die gewöhnlichen Quallen haben einen beweglichen Magenstiel, und an dessen Ende einen sehr er-

Abb. 164. Cassiopeia frondosa (Ag.)
A ganzes Tier mit den wurzelartig verzweigten Mundarmen, *B* Teil eines Armes von der Außenseite, *C* desgl. von der Innenseite. *d* Endläppchen (Trichterkrausen) mit Digitellen (*d*) von diesen ausgehend die kanalartig geschlossene Armrinne (*s*), welche in den Darm führt, *d'* Nesselbatterien. Verkl. ca. 1/4. Nach L. Agassiz.

weiterungsfähigen Mund. Mit diesem Magenstiel greifen manche Formen, wie z. B. Geryonia nach ihrer Beute und stülpen ihre Mundöffnung oft über recht große Tiere. Sie können Fische, Krebse, andere Nesseltiere usw. überwältigen. (Abb. 163). Die Rhizostomeen jedoch haben einen unbeweglichen Magenstiel, der wie ein Klöppel von der Mitte der Medusenglocke herunterhängt (Abb. 164 u. 165). Die rhythmischen Bewegungen, mit deren Hilfe eine solche Meduse sich schwebend erhält und durch das Wasser vorwärts schwimmt, pumpen gleichzeitig einen Wasserstrom durch die Anhänge des Mundrandes hindurch. Ja

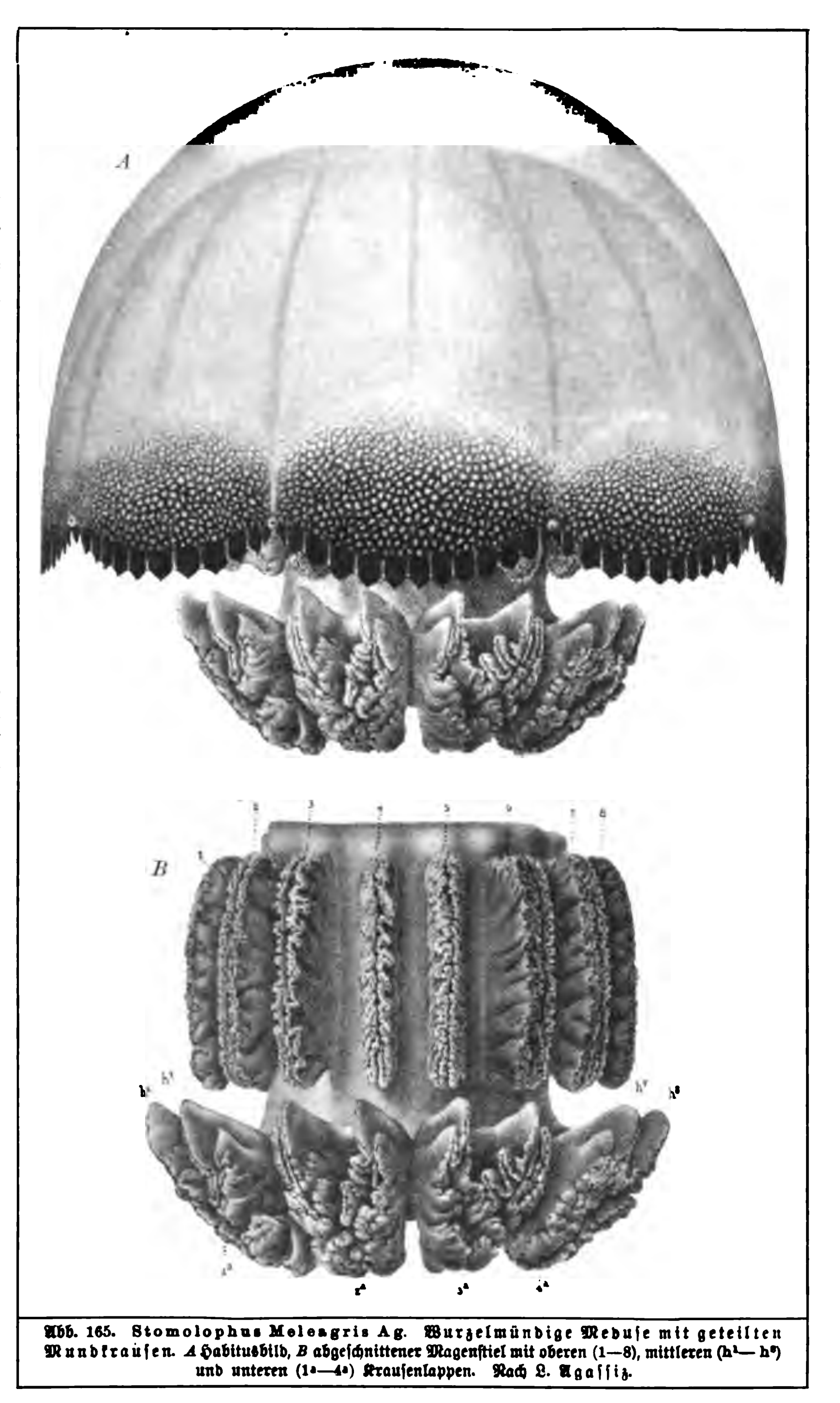


Abb. 165. Stomolophus Meleagris Ag. Wurzelmündige Meduse mit geteilten Mundkrausen. *A* Habitusbild, *B* abgeschnittener Magenstiel mit oberen (1—8), mittleren (h^1— h^8) und unteren (1^a—4^a) Krausenlappen. Nach L. Agassiz.

manche von ihnen liegen zeitweise am Boden des Meers und benutzen ihren Bewegungsmechanismus nur zum Herbeistrudeln des Wassers. Der Mund ist bei diesen Formen nicht weit geöffnet, auch nicht erweiterungsfähig, er ist vielmehr zugewachsen, und statt einer großen Öffnung ist von ihm nur eine Menge feinster Poren übrig geblieben, die über die weite Ober-

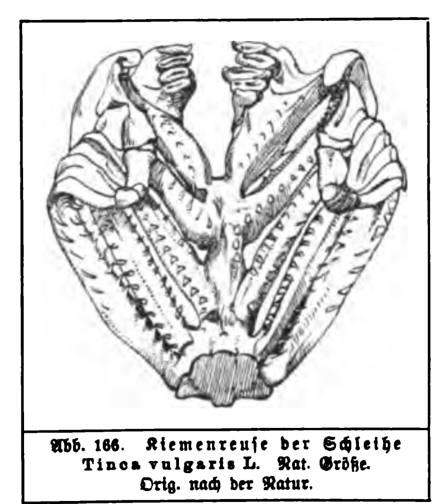


Abb. 166. Kiemenreuse der Schleihe Tinca vulgaris L. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

fläche des Mundrands verteilt sind. Die Mundporen liegen am Grund je eines Trichters, dessen Rand sehr erweiterungsfähig ist, der Trichterkrause. An deren Rand stehen kleine tentakelartige Fortsätze, die sogenannten Digitellen (Abb. 164 B u. C), welche zum Einfangen der Planktontiere dienen. Was in den Magenraum herein soll, kann nur durch die kleinen Mundöffnungen und das mit ihnen im Zusammenhang stehende Kanalsystem der Mundarme hinein. Es können dies also nur kleine Organismen sein, die aus dem Plankton herausfiltriert werden. Sie sind vielfach noch zu groß für die engen Kanälchen, und so findet denn die Verdauung schon weit draußen in den Trichterkrausen statt. Da werden oft sogar mittelgroße Tiere z. B. Fischchen aufgelöst, und die Beute wird erst in gelöstem Zustand in das Innere des Körpers geleitet.

Bei andern Planktonfressern finden wir Seihvorrichtungen, welche in ihrem Bau direkt an ein Filter oder eine Reuse erinnern. So gibt Simroth an, daß die schöne blaue Hochseeschnecke Janthina eine eigenartig gebildete Radula besitze, die ihr zum Filtrieren des planktonhaltigen Meerwassers diene. Auch bei den Krebsen gibt es nach den neueren Forschungen von Zimmer speziell unter den Euphausiazeen Formen, deren langbehaarte, vordere Thorakalbeine zu einem Seihapparat umgewandelt sind. Am klarsten liegen die Verhältnisse bei den planktonfressenden Fischen. Wir finden da übereinstimmende Anpassungen in den verschiedensten Fischgruppen des Meeres und des Süßwassers, wenn die betreffenden Formen sich von Plankton ernähren. Die charakteristischen Merkmale von solchen Fischen sind ein auffallend kurzer Darm, ein ansehnlicher, mit Blindsack versehener Magen und vor allen Dingen eine Filtriervorrichtung an den Kiemenbögen. Sehr regelmäßig finden wir bei Fischen, welche sich von Pflanzen oder größeren Tieren ernähren, kurze dornartige Fortsätze auf den Kiemenbögen (Abb. 166). Diese Bildungen erhalten bei den planktonfressenden Formen eine besondere Bedeutung. Sie sind reichlicher in der Zahl und stark verlängert, und indem sie nebeneinanderstehend, eine Parallelreihe bilden, sperren sie wie ein Gitter den Raum ab, welchen das Wasser zu passieren hat, das von der Mundhöhle durch die Kiemen strömt. So stellen diese Bildungen einen Reusenapparat dar, mit dessen Hilfe die planktonfressenden Fische aus ihrem Atemwasser ihre Nahrung abfiltrieren; indem sie mit offenem Munde das Meerwasser durchschwimmen, erlangen sie zu gleicher Zeit ihre Nahrung und reines filtriertes Atemwasser für ihre Kiemen.

Man hat bisweilen vermutet, daß der Reusenapparat nur den letzteren Zweck habe, nämlich die Kiemen vor Verschmutzung zu schützen. Aber wir finden ihn vorwiegend bei Hochseebewohnern ausgebildet, die in klarstem Wasser leben und zwar, wie schon erwähnt, bei Formen der verschiedensten Gruppen, deren schlamm- und bodenbewohnende Formen keine derartige Filtrierungseinrichtung besitzen.

So findet sich ein wohl ausgebildetes Kiemenfilter bei dem riesigen planktonfressenden Haifisch Selache (Cetorhinus) maxima, der trotz der enormen Größe von 10 m, die er erreichen kann, sich ausschließlich von den kleinen Organismen des Planktons ernährt; ebenso bei Rhinodon, also bei den größten Haien. Diese Eigentümlichkeit teilen sie mit einer großen Anzahl kleiner und mittelgroßer Knochenfische des Meeres. Ich erwähne da nur

die Clupeiden, also die Heringe, Sardinen und Sprotten, aber auch Formen wie die Makrelen, ferner Mugil, Belone usw. Sie alle haben ein Kiemenfilter, während z. B. Lophius piscatorius L., der Seeteufel als pelagische Larve, solange er sich von Plankton nährt, ein Kiemenfilter besitzt, welches aber das erwachsene Tier, das am Boden des Meeres größeren Fischen auflauert, entbehrt. Überhaupt sind vielfach Fischlarven und Jungfische eifrige Planktonfresser und zu deren Erwerbung nicht selten mit einem Kiemenfilter versehen.

Im Süßwasser sind es hauptsächlich die Coregoniden, die Felchen und Renken, welche im Zusammenhang mit ihrer Planktonnahrung auch einen Filtrierapparat ausgebildet haben. Ja neuerdings hat Thienemann eine sehr merkwürdige, vorläufig noch unerklärliche Beobachtung an Exemplaren des im Laacher See vor 30 Jahren eingesetzten Bodenseefelchens gemacht. Nach seinen Angaben haben nämlich die in dem Laacher See ausschließlich auf Planktonnahrung angewiesenen Fische in dem kurzen Zeitraum, in welchem sie den See jetzt bewohnen, ein viel stattlicheres Kiemenfilter entwickelt, wie die untenstehende Abbildung 167 zeigt.

Bei den zahllosen pelagischen Fischen der intermediären Zone scheinen bisweilen Hilfsmittel besonderer Art zur Erbeutung des Planktons ausgebildet zu sein. Da sehen wir nicht selten ungeheure Mäuler, die mit ihrer höchst mangelhaften Zahnbewaffnung nicht geeignet scheinen, eine größere Beute zu bewältigen. Tatsächlich sehen wir denn auch bei Formen, wie dem eigenartigen Macropharynx und Megalopharynx (Abb. 168), den ganzen Magen erfüllt mit Tausenden von kleinen Copepoden und andern Krebsen. Auch die Tiefseeformen mit den fadendünnen, zarten, zerbrechlichen Hechelzähnen scheinen dieselben eher zum Filtrieren als zum Beißen zu verwenden.

Übrigens zeigen nicht alle planktonfressenden Fische besondere Seihvorrichtungen, und es ist nicht wahrscheinlich, daß sie alle das Plankton wahllos fressen. Denn die Untersuchungen, welche z. B. nordische Forscher an Coregonus-Arten, Amerikaner an Forellen gemacht haben, zeigen, daß diese Tiere jeweils nur eine Art von Planktonkrustazeen in großen Massen zusammengefangen hatten. Das gleiche gilt für Stint und Laube und alle möglichen anderen Fische, die übrigens vielfach in Zeiten, in denen das Plankton selten ist, sich vorwiegend von Bodentieren ernähren (vgl. S. 188).



1 2

Abb. 167. Kiemenfilter beim Felchen. 1 beim Laacherseefelchen, 2 bei der Bodensee-Fera. Etwa nat. Größe. Nach A. Thienemann.

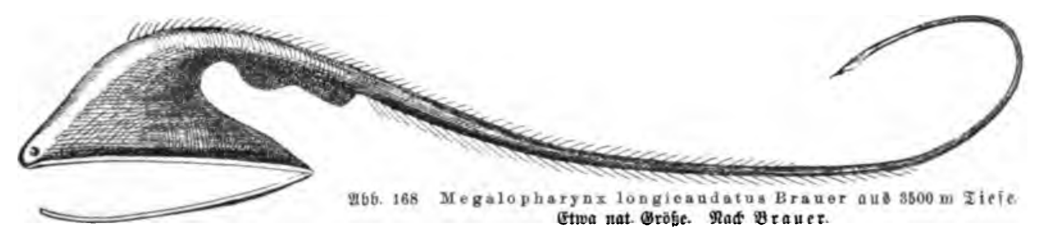


Abb. 168 Megalopharynx longicaudatus Brauer aus 3500 m Tiefe. Etwa nat. Größe. Nach Brauer.

Unter den Planktonfressern wären schließlich auch höhere Tiere zu erwähnen, Vögel und Säugetiere. So ist es bekannt, daß Möwen und andere Seevögel, vor allen Dingen Uriaarten, ferner Pinguine mittelgroße und größere Planktontiere in Mengen einfangen. Wir haben von einigen Formen schon früher erwähnt, daß sie sogar die wehrhaften Siphonophoren z. B. Velellen und andere Formen an der Oberfläche fischen. Von Uriaarten wird angegeben, daß sie zu gewissen Zeiten des Jahres (im Februar und März) hauptsächlich von Mysisarten leben. Pinguine hatten nach den Angaben der Discovery-Expedition den ganzen Magen mit der Euphausiide Eucopia australis gefüllt. Auch Schwalben holen sich zuzeiten die massenhaft vorkommenden Fliegenlarven aus den oberflächlichen Wasserschichten unserer Süßwasserseen. Es sind bei diesen Formen ebensowenig wie bei den planktonfressenden Robben besondere Anpassungen bekannt geworden.

Dagegen weiß man ja schon lange, daß die Wale, welche sich von kleinen Planktontieren ernähren, zu diesem Zweck mit besonderen, sehr eigenartigen Anpassungen versehen sind. Die Barten, welche eine so charakteristische Eigentümlichkeit der einen großen Gruppe der Wale bilden, stellen ja in ihrer Gesamtheit eine großartige Filtriervorrichtung für das



Abb. 169. Die sämtlichen Barten einer Mundhälfte des Blauwals Balaenoptera musculus L. Verkl. ca. 1/25. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Ozeanographischen Museum in Monaco. Die Barten, welche beim Tier vom Mundbach herabhängen, sind wegen ihrer Größe und ihres Gewichts in umgekehrter Anordnung aufgestellt. Sie sind von der aufgefransten Seite, also derjenigen, welche der Mundhöhle zugekehrt war, zu sehen.

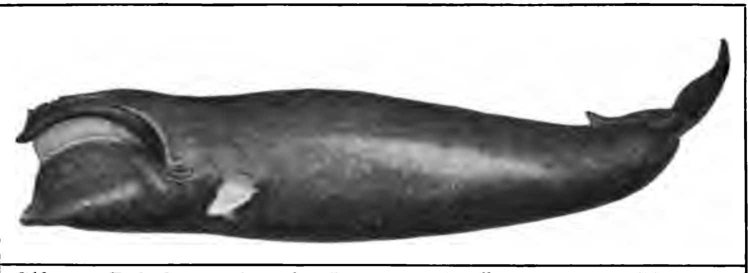


Abb. 170. Eubalaena glacialis (Bonaterre) der Nordkaper oder Biskayerwal. Beispiel eines Glattwals. Verkl. ca. 1/140. Nach dem Guide des British Museums.

Seewasser dar. Jede einzelne Barte besteht aus einer etwa dreieckigen Platte von hornartiger Masse, welche im Gaumen des Wales befestigt ist. Und zwar haftet sie dort mit der kürzesten Seite ihres dreieckigen Umrisses. Die beiden andern Seiten sind viel länger, die eine nach außen gerichtete hat eine vollkommen glatte Kontur, während die innere in zahlreiche feine Fasern zerschlitzt erscheint (Abb. 169 vgl. hierzu auch Bd. I. S. 330). Die hornige Substanz, aus der sie bestehen, ist außerordentlich elastisch, und dies hat dazu geführt, daß man sie unter dem Namen Fischbein sehr vielfach industriell ausgenützt hat. Und noch jetzt werden große Quantitäten von Fischbein zur Herstellung von Schirmgestellen, Korsetten und dgl. verbraucht.

Die Barten sind in zwei langen Reihen dem Gaumen eingepflanzt und begrenzen die beiden Längsseiten der Mundhöhle. Gewöhnlich ist der größte Teil der Mundhöhle von der gewaltigen Zunge erfüllt. Dieselbe kann durch ihre sehr kräftig entwickelte Muskulatur herabgezogen werden, so daß in der Mundhöhle ein mächtiges Gewölbe entsteht. Durch diesen Hohlraum strömen große Mengen von Wasser hindurch, wenn der Wal mit geöffnetem Maul in Planktonmassen hineinschwimmt. Das Wasser verläßt die Mundhöhle durch die Zwischenräume zwischen den plattenförmigen Barten, und diese ohnehin schon engen Zwischenräume sind noch weiterhin durch das krause Geflecht der Franzen verengert, die vom Innenrand der Barte herabhängen (Abb. 169). In ihnen bleibt ein großer Teil der als Nahrung brauchbaren Bestandteile des Planktons hängen, ein anderer Teil kann von dem Wal auch direkt geschluckt werden. Wenn er nämlich sein Maul schließt und die Zungenmuskeln erschlaffen, dann schwillt die Zunge wieder in die Mundhöhle empor und preßt nach oben gegen den Gaumen und nach den Seiten wider die Barten. Zugleich hebt der Wal seinen Kopf aus dem Wasser und bewegt ihn abwechselnd nach beiden Seiten. Dabei fließt das in der Mundhöhle enthaltene Wasser seitwärts ab und wird bei manchen Formen durch eine Furche nach dem hintern Mundwinkel geleitet. Diese Rinne ist z. B. sehr auffällig bei dem Buckelwal (Megaptera boops) (Fabr.). Ein Teil Wasser und die nach hinten gepreßten Nahrungs-

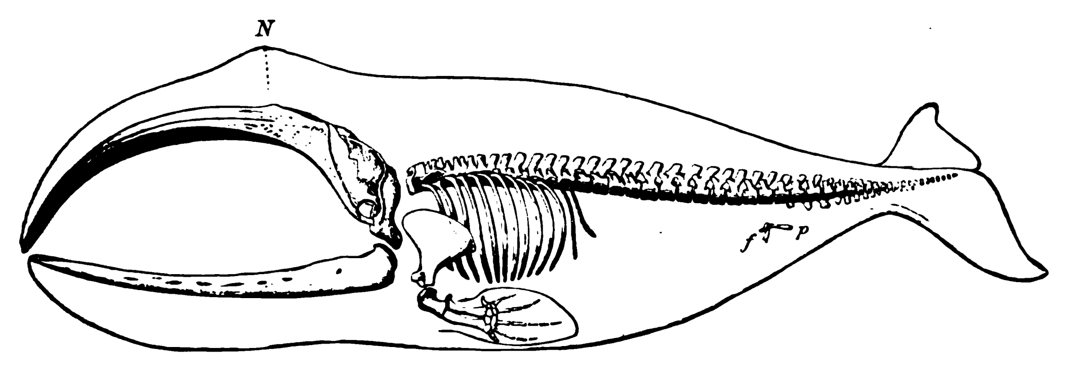


Abb. 171. Skelett und Umriß des Grönlandwals (Balaena mysticetus L.). Man beachte bei diesem Glattwal die Wölbung des Gaumendachs. *N* Lage der Nasenlöcher, *f* Femurrudiment, *p* Beckenrudiment. Verkl. ca. 1/120. Nach dem Guide des British Museums.

bestandteile werden dann durch die Speiseröhre verschluckt. Mit dieser Art der Nahrungsaufnahme steht eine sehr zweckmäßige Einrichtung in der Organisation der Wale in engster Verbindung. Die Wale können sich nicht verschlucken wie wir, wenn uns Wasser oder Fremdkörper statt in die Speiseröhre, in den Kehlkopf oder gar in die Luftröhre gleiten; denn bei ihnen ist der Kehlkopf in Form eines langen Rohrs ausgebildet, welches die Speiseröhre durchsetzt und in der hinteren Nasenhöhle mündet. So muß also beim Schlucken der Inhalt der Mundhöhle zu beiden Seiten an dem Kehlkopfrohr vorbeigleiten. Ebensowenig aber wie nach unten kann nach oben etwas aus der Mundhöhle in den Atemgang gelangen, und so ist es klar, daß die Fähigkeit des Wasserspritzens, welches die Seefahrer und Walfischfänger allgemein den Walen zuschreiben, ihnen unmöglich zukommen kann. Die Strahlen, welche wie Fontänen aus ihren Nasenlöchern (vgl. deren Lage in Abb. 171, 172 und 173) aufsteigen, wenn sie an der Oberfläche treiben, sind hervorgerufen durch die Ausstoßung der an Wasserdampf reichen Atemluft, welche die Wale während des Tauchens in ihrer Lunge komprimiert hatten. Indem der Wasserdampf in der kühlen Luft sich kondensiert, entsteht das Bild eines Springbrunnens, der bis zur Höhe von 6 Metern aufsteigt (Abb. 172).

Wir müssen aber bei den Bartenwalen noch eine weitere Einrichtung erwähnen, welche in engen Beziehungen zu der Art ihrer Nahrungsaufnahme steht. Bei den sogenannten Glattwalen (Abb. 170 und 171) ist die Mundhöhle kolossal groß; das Gaumendach ist hochgewölbt, und die Unterkieferäste sind stark nach außen gekrümmt. Die ganze Höhe dieser mächtigen Mundhöhle wird an den Seiten durch die riesigen Barten abgesperrt, welche 4—4½ m Höhe erreichen können, und welche auch bei geöffnetem Maul mit ihren biegsamen Enden bis an den Boden der Mundhöhle reichen, so daß sie beim Schließen des Mauls sogar nach hinten umgebogen werden.

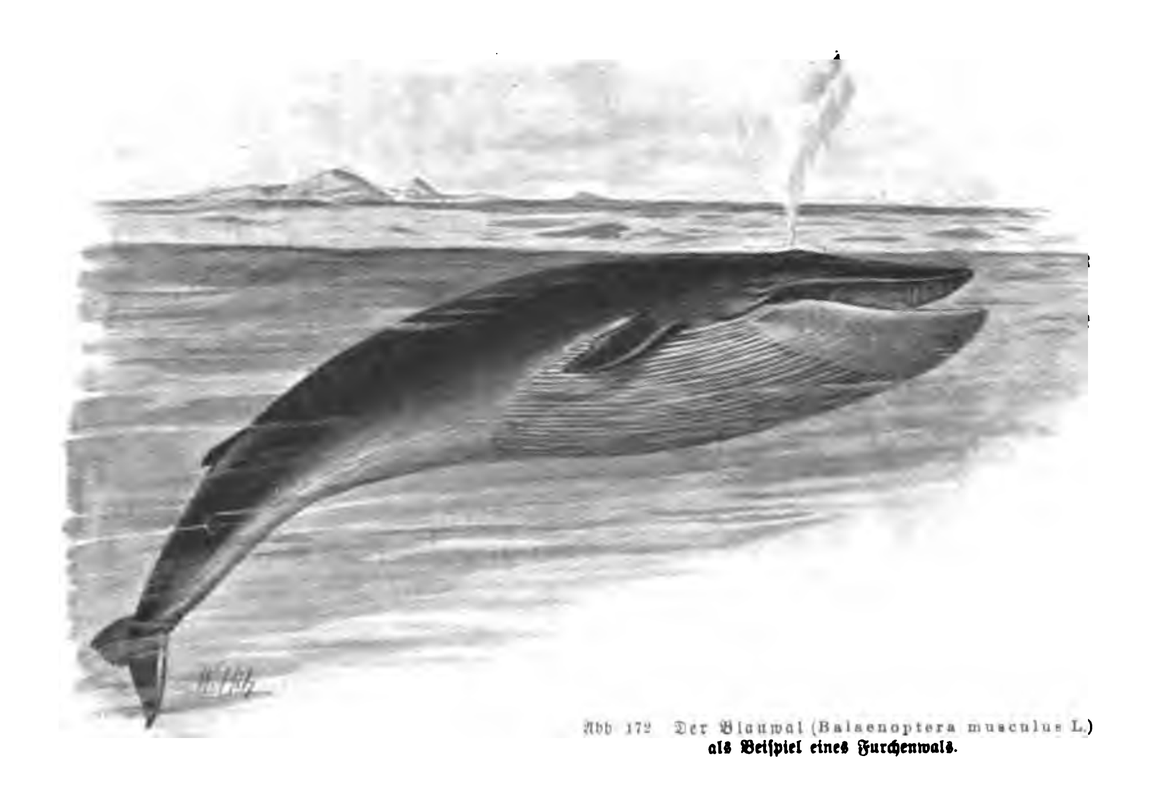


Abb. 172. Der Blauwal (Balaenoptera musculus L.) als Beispiel eines Furchenwals.

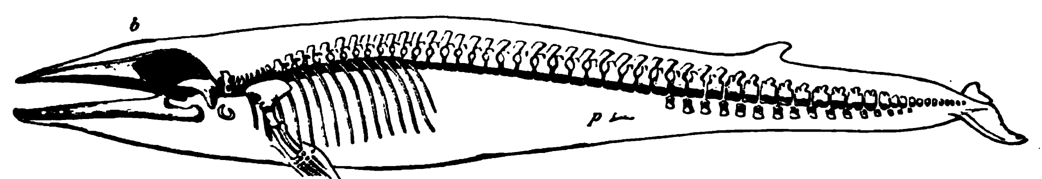


Abb. 173. Skelett und Umriß des Blauwals (Balaenoptera musculus L.). Man beachte das flache Gaumendach. b Lage der Nasenlöcher, p Lage des Beckenrudiments. Verkl. ca. 1/150. Nach dem Guide des British Museums.

Den Glattwalen stehen die Furchenwale (Abb. 172 und 173) gegenüber, auch Finnwale genannt, da sie im Gegensatz zu den Glattwalen eine „Finne", d. h. eine unpaare Rückenflosse besitzen (vgl. Abb. 172). Sie haben viel kürzere Barten von nur etwa 1 m Länge. Dafür zeigen aber diese Formen eine sehr erhebliche Erweiterungsfähigkeit der Mundhöhle. An ihrer Bauchseite sieht man von der Mundregion aus sehr auffällige Falten und Furchen ziemlich weit nach hinten ziehen (Abb. 172). Es sind dies die sogenannten Bauchfurchen oder Kehlfurchen. Die Furchen sind ein Ausdruck der Erweiterungsfähigkeit der Mundhöhle. Sie werden zum Teil ausgeglichen, wenn die Zunge nach unten gedrückt wird, und die sie umgebende sehr ausdehnbare elastische Haut trägt beim Schließen des Mundes dazu bei, die Zunge in ihre ursprüngliche Lage zurückzubringen.

Die Glattwale ernähren sich vorwiegend von kleinen Planktonorganismen, kleinen Krebsen und Mollusken; um von diesen eine genügend große Menge zu erbeuten, brauchen sie eine ganz besonders vollkommene Filtrierungseinrichtung. Die Furchenwale dagegen leben von etwas größeren Planktontieren, zu deren Erbeutung ein etwas unvollkommenerer Apparat genügt. Als Hauptnahrung des Grönlandwals (Balaena mysticetus L. Abb. 171) wird Clio borealis, Limacina arctica (Pteropoden, Planktonmollusken) und das sogenannte Walfischaas oder Kril, die Boreophausia (Thysanopoda) inermis (Kroyer), ein Planktonkruster angegeben. Die gleiche Ernährungsweise hat auch der Nordkaper (Eubalaena glacialis (Bonnaterre)) (Abb. 170). Diese großen Glattwale gehören aber jetzt bereits zu den seltenen Tieren, und die hauptsächlich gejagten Wale sind heutzutage die Furchenwale oder Finnwale. Sie nähren sich zwar vorwiegend ebenfalls von planktonischen Mollusken und Krebsen, so der Buckelwal (Megaptera boops (Fabr.)), der im Nordatlantik Thysanopoden (Walfischaas) und Nyctiphanes norvegicus frißt, ferner der Blauwal (Balaenoptera musculus (L.)) (Abb. 172 und 173), in dessen Magen man bis zu 1200 Liter Walfischaas gefunden hat. Ferner gehört hierher der Seihwal (Balaenoptera borealis Lesson), der übrigens ein ganz besonders feines Bartenfilter besitzt und entsprechend kleine Formen einfängt. Einzelne der Finnwale, wie der Buckelwal, fangen aber bereits kleinere Fische, und der Zwergwal (Balaenoptera rostrata (Fabr.)) fängt sogar in den Fjorden Norwegens hauptsächlich kleine Fische, besonders Mallotus arcticus. Der Finnwal (Balaenoptera physalus (L.)) ist ebenfalls vorwiegend ein Fischfresser, wenn er auch eifrig Kril fängt. Doch ist seine Hauptnahrung die Lodde (Osmerus arcticus), ebenfalls ein Fisch.

Zum Schluß unserer Betrachtungen über die planktonfressenden Tiere wollen wir diejenigen Formen erörtern, welche mit so feinen Filtrierapparaten versehen sind, daß sie jene minimalen Organismen zu fangen vermögen, die man nach dem Vorschlag Lohmanns als Nannoplankton zusammenfaßt. Es sind das Organismen, welche so klein sind, daß sie durch die feinste Müllergaze, die man zur Anfertigung von Planktonnetzen verwendet, glatt durchpassieren. Trotz ihrer Kleinheit müssen sie eine nicht unbeträchtliche Rolle im Stoffwechsel des Meeres spielen; denn viele von ihnen sind mit Chromatophoren versehen und

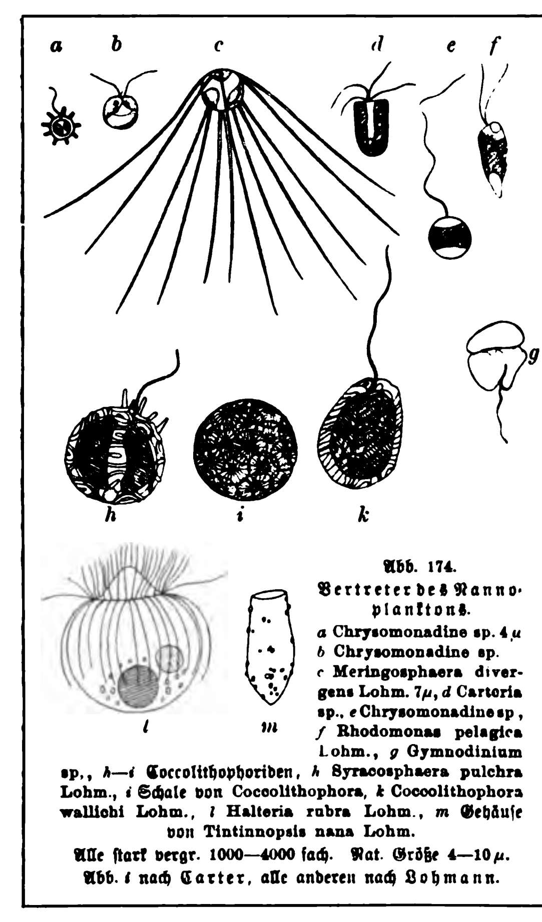


Abb. 174. Vertreter des Nannoplanktons. *a* Chrysomonadine sp. 4 μ *b* Chrysomonadine sp. *c* Meringosphaera divergens Lohm. 7μ, *d* Cartoria sp., *e* Chrysomonadine sp, *f* Rhodomonas pelagica Lohm., *g* Gymnodinium sp., *h*—*i* Coccolithophoriden, *h* Syracosphaera pulchra Lohm., *i* Schale von Coccolithophora, *k* Coccolithophora wallichi Lohm., *l* Halteria rubra Lohm., *m* Gehäuse von Tintinnopsis nana Lohm.
Alle stark vergr. 1000—4000 fach. Nat. Größe 4—10 μ. Abb. *i* nach Carter, alle anderen nach Lohmann.

imstande, mit Hilfe des Sonnenlichtes auf synthetische Weise organische Substanz aufzubauen, und sie finden sich in sehr großen Massen.

Sie dienen einer ganzen Menge von Planktontieren als Nahrung. Um sie zu erbeuten, brauchen jene Tiere aber ganz besondere Einrichtungen. Am eigenartigsten sind diese Fangapparate ausgebildet bei den Appendikularien, kleinen hammerförmigen durchsichtigen Organismen, welche zu den Tunikaten gehören und im Plankton eine große Rolle spielen. Gewisse Appendikularien, die Oikopleuren, bilden nämlich um ihren Körper herum eigenartige Gehäuse, in deren Inneren sitzend, sie durch die Bewegung ihres Schwanzes Wasserströmungen erzeugen, die ihnen frisches Atemwasser und gleichzeitig alle möglichen Organismen als Beute zuführen.

Die Gehäuse entstehen als epitheliale Ausscheidung der Hautzellen des Tieres und quellen nachträglich zu einer gallertartigen Substanz auf. Einige Gruppen von Hautzellen bilden nun ganz kompliziert gebaute Apparate, welche, obwohl sie tote Ausscheidungen sind, durch ihre komplizierte Struktur eine sehr wichtige Rolle im Leben der Appendikularien spielen. Bei Oicopleura albicans Leuck. ist das ganze Gehäuse, wie es auf der Abbildung S. 176 dargestellt ist, an dem einen Ende schnabelartig zugespitzt, während der etwa eiförmige Körper am Hinterende mit einigen Fortsätzen versehen ist. Daß letzteres das Hinterende ist, erkennen wir an der Stellung des Tieres und an der Bewegungsrichtung des ganzen Gebildes. Der Schwanz des Tieres ist nämlich diesem Hinterende zugewendet, und die durch sein heftiges Schlagen erzeugte Wasserbewegung treibt das Gehäuse beim Schwimmen in der Richtung des Schnabels vorwärts.

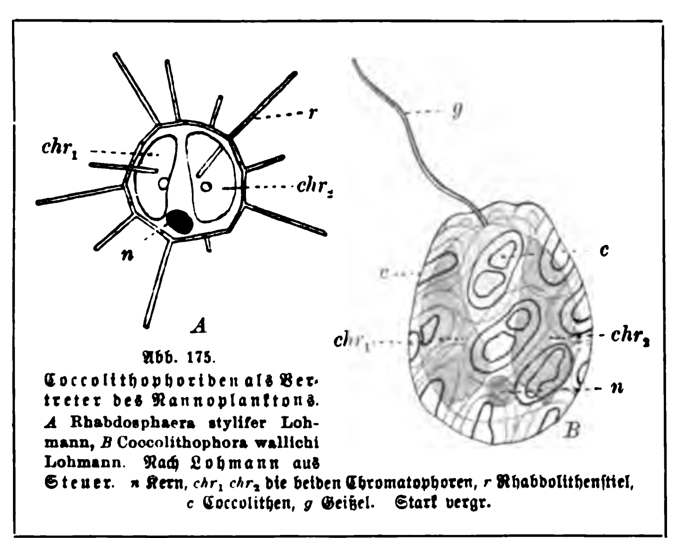


Abb. 175. Coccolithophoriden als Vertreter des Nannoplanktons. *A* Rhabdosphaera stylifer Lohmann, *B* Coccolithophora wallichi Lohmann. Nach Lohmann aus Steuer. *n* Kern, chr_1 chr_2 die beiden Chromatophoren, *r* Rhabdolithenstiel, *c* Coccolithen, *g* Geißel. Stark vergr.

An der Oberseite des Vorderendes befindet sich nun einer der Apparate, den einige ober=

flächlich gelegene Zellengruppen hervorgebracht haben (Abb. 176 A). Er besteht aus zwei Fenstern, welche beide durch ein äußerst feines Gitterwerk sich kreuzender Fäden geschlossen sind. Durch diese Fenster findet einzig und allein das Wasser einen Eingang in das Gehäuse; und zwar führt jedes Fenster in einen zarten, ebenfalls aus der Gallerte gebildeten Trichter.

Die Gitterfenster dienen als Sieb, um alle Planktontiere vom Innern des Gehäuses fernzuhalten, deren Durchmesser einige Tausendstel Millimeter übersteigt. So werden also ganz abgesehen von größeren Tieren alle kleinen Larven, Eier, Radiolarien, Infusorien,

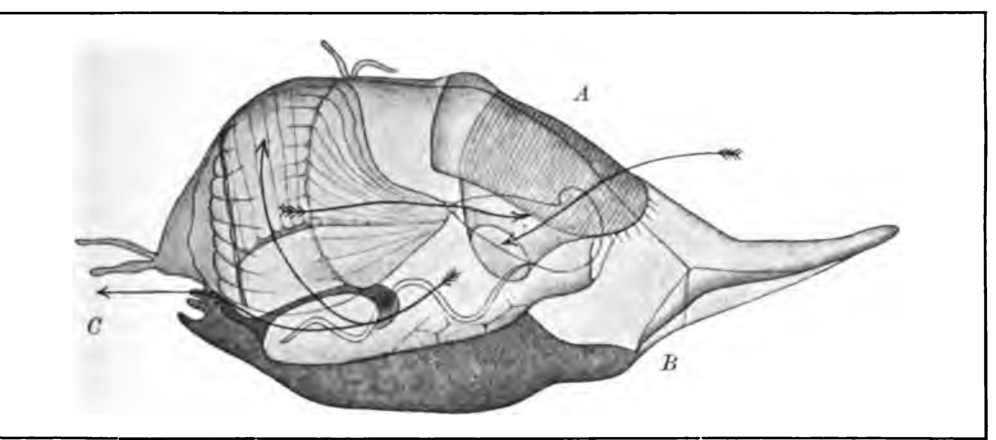


Abb. 176. Seitenansicht eines Gehäuses von Oikopleura albicans Leuck. (Die Appendicularie ist in ihrer natürlichen Lage eingezeichnet.) Die Pfeile geben die Hauptbahnen des im Gehäuse zirkulierenden Wassers an: 1. rechter Pfeil: Bahn des eintretenden Wassers. Die (paarigen) Einströmungstrichter sind durch ein feines Gitterwerk *A* nach außen abgeschlossen; 2. linker (Doppel-) Pfeil: Bahn des die „Schwanzkammer" durchströmenden Wassers, welches z. T. (untere Pfeilspitze) durch die Ausflußöffnung *C* das Gehäuse als Strahl verläßt und das Gehäuse vorwärts treibt, z. T. (obere Pfeilspitze) in die „Zwischenflügelkammern" eintritt und von da in den Fangapparat fließt und hier seiner Schwebkammer beraubt wird; 3. mittlerer Pfeil: Bahn des in den Kiemenkorb der Appendicularie eintretenden Nahrungsstromes. *B* Lage der Fluchtöffnung. Nach Lohmann aus Steuer.

stacheltragenden Diatomeen usw. abfiltriert. Ins Innere des Gehäuses geraten nur jene kleinsten Mitglieder des Nannoplanktons. Sie müssen also in so großen Mengen im Meer vorhanden sein, daß ihre Zahl genügt, um die unendlichen Mengen von Appendikularien, die das Meer erfüllen, zu sättigen. Daß ihrer wirklich sehr große Mengen vorhanden sind, hat Lohmann durch allerhand fein erdachte Methoden bestätigt. Vor allen Dingen können wir aber ihr Vorhandensein an dem Resultat der Fangtätigkeit der Oikopleuren erkennen. Das Wasser, welches durch die Gitterfenster in das Gallertgehäuse eingedrungen ist, wird nämlich, wenn die gewöhnlichen mäßigen Schwanzbewegungen ausgeführt werden, im Wirbel nach vorn und oben gestrudelt. Hier gerät es in den Bereich des eigentlichen Fangapparates. Das ist wiederum ein eigenartiges Gitterwerk, in welchem wie in einer Reuse die kleinsten Organismen des Planktons abgefangen werden. Es sind dies Bakterien, kleine Diatomeen, Flagellaten und Rhizopoden. Sie sammeln sich in einem sackförmigen Kanal an, an welchem die Appendikularie mit ihrem Mund hängt. Von Zeit zu Zeit saugt sie eine Portion des Fanges in ihren Mund hinein, und, daß der Apparat gut arbeitet, erkennen wir daran, daß der Darm aller Individuen, die in ihren Gehäusen sitzen, gepfropft voll ist; frei herumschwimmende Individuen dagegen haben einen leeren Darm.

Die Gehäuse werden während des Gebrauchs in wenigen Stunden durch das Übermaß eingefangenen Planktons so verschmutzt, daß sie für ihre Besitzer unbrauchbar werden. Dann verläßt die Oikopleura ihr Gehäuse und vermag in kaum einer Stunde das ganze

kunstvolle Werk neu abzuscheiden. Aber auch, wenn das Gehäuse noch frisch ist, verläßt sie es sehr rasch bei jeglicher Belästigung durch Feinde, und zwar durch eine besondere Fluchtöffnung, die sich vorn unten, unterhalb des Schnabels findet (Abb. 176B). Die Wasserströmung wird zur Fortbewegung des Tieres benützt, indem durch starkes Schlagen des Schwanzes ein heftiger Wasserstrom erzeugt wird, welcher an der mit Fortsätzen umstandenen Öffnung des Hinterendes (Abb. 176C) das Gehäuse verläßt und es durch Rückstoß vorwärts treibt.

Das Gitter der Gitterfenster hat Löcher, deren Breite von 9—46 μ, deren Länge von 65—127 μ[1]) schwankt. Es sind das Öffnungen, welche feiner sind als diejenigen der feinsten Müllergaze, aus der man die Planktonnetze verfertigt.

Die kleinen und kleinsten Tiere des Planktons werden noch von einer Reihe anderer Organismen gefressen, welche zum Teil ebenfalls mit Filtriervorrichtungen ausgestattet sind, alle aber jedenfalls mit den Appendikularien das gemein haben, daß sie ihre Beute durch Erzeugung eines Wasserstroms zu sich heranstrudeln. Es gehören zu ihnen vor allem pelagische Infusorien, wie die Tintinnen, alle möglichen Larvenformen, kleine Cölenteraten, Salpen, Pteropoden usw. Bei ihrer aller Ernährung spielt ferner der überall im Meer vorhandene Detritus eine nicht unwesentliche Rolle. Derselbe besteht aus anorganischem und organischem Material. Er ist stets viel reichhaltiger in der Nähe des festen Landes, von Flußmündungen, von Vulkanen usw. Die anorganischen Bestandteile werden von den Tieren gelegentlich mit aufgenommen, sind aber wohl bei der Ernährung unwesentlich. Viel wichtiger sind die organischen Teile des Detritus. Das sind alle möglichen Tierleichen und toten Pflanzenbestandteile, ferner die abgeworfenen Häute der sich so häufig häutenden Krustazeen und viele Larvenformen des Planktons. Dazu kommen Appendikulariengehäuse und Fäkalien von den verschiedensten Tieren usw. Alle diese Massen sind von einer Menge von Mikroorganismen bevölkert, von Bakterien, Diatomeen, Protozoen, welche ein wertvolles Nährmaterial für viele Tiere darstellen.

Von dem ungeheuren Kampf, der sich in dem klaren Wasser des Meeres zu jeder Stunde abspielt, sinken mit diesen Detritusmassen unendliche Mengen von Leichen und Leichenteilen in die Tiefe hinab. All das bildet einen „Organischen Regen", der sich langsam in die Tiefe hinabgießt und der für das Leben in den Abgründen des Meers eine unberechenbare Bedeutung besitzt.

Erinnern wir uns an das, was wir früher Seite 22 über die Grundlagen des Stoffwechsels im Meer gehört haben. Wir sahen damals, daß die Pflanzenwelt im freien Wasser des Meeres nur bis auf wenige hundert Meter Tiefe hinabgeht. Unterhalb also von etwa 800 Metern kann es nur mehr Raubtiere, Aas- und Detritus-Fresser geben. Eine Schicht der Pelagischen Fauna hängt sozusagen unten an der nächst vorhergehenden und saugt aus derselben Nahrung. Diejenigen Tiere, welche oben im Licht von den Pflanzen, der Urnahrung, genährt worden sind, bieten ihre Leiber den unter ihnen wohnenden Räubern dar. Diese wiederum müssen selber die Beute von ebenfalls räuberischen Tieren werden, welche noch tiefer als sie wohnen, und so muß im freien Ozean eine Schicht unter der andern hausen, wobei immer eine von der andern abhängig ist.

1) 1 $\mu = {}^1/_{1000}$ mm.

9. Sessile Tiere.

Da die Pflanzen der Oberfläche für alle Bewohner der tieferen Zonen das Baumaterial zum Aufbau der Körper liefern müssen, so ist es verständlich, daß in den tiefen Becken der Ozeane die Fauna, je tiefer wir hinabkommen, um so spärlicher wird. Wo nur Räuber hausen, da muß eine unablässige Dezimierung stattfinden, und der organische Regen, der als Nahrungsquelle für Aas- und Detritusfresser herabrieselt, muß ja schon sehr aussortiert sein, bis er in die großen Tiefen hinabkommt. Unten aber, am Boden des Meeres, da kann wieder eine Anreicherung der aus dem organischen Regen stammenden Nährmaterialien stattfinden. Und so finden wir denn in den großen Ozeanen nach einer relativ tierarmen Zone in der Nähe des Bodens wieder eine Zunahme der Tierwelt. Am Boden hausen Tiere ganz besonderer Art. Das sind vor allem Schlamm- und Detritusfresser, welche aus dem, was die andern übriggelassen haben, noch das Beste herauszusuchen wissen. Unter ihnen wollen wir eine Gruppe jetzt zunächst ins Auge fassen, und zwar die festgewachsenen, die „sessilen Tiere".

Sie spielen eine verhältnismäßig große Rolle unter den Bewohnern der größten Tiefen, und wenn wir in geringere Tiefen aufsteigen, so sehen wir sie eine immer größere Rolle spielen. Je weniger Schichten des Ozeanwassers er hat durchrieseln müssen, um so nahrungsreicher ist natürlich der organische Regen. In den kleinen und mittleren Tiefen ist er noch nicht durch eine so große Menge hungriger Mäuler hindurchfiltriert worden, und so enthält er noch sehr große Massen nutzbarer Substanzen, welche geeignet sind, einer Unmenge von Tieren das Leben zu fristen. Je ausgiebiger der organische Regen ist, desto reicher ist die Fauna sessiler Tiere, die ihn erwartet. An Stellen, wo durch besondere Bedingungen, z. B. infolge des Zusammentreffens verschiedener, vor allem verschieden temperierter Strömungen, wobei die Mischung des warmen und kalten Wassers den Tod vieler zarter Organismen zur Folge hat, Mengen organischer Materie zum Boden des Meeres niederrieseln, da sehen wir die Tiere wuchern und sprießen wie in einem tropischen Urwald. Und wie im tropischen Urwald die Bäume sich gegenseitig überragen, die Lianen klettern, die Epiphyten sich gegenseitig überwachsen, um im Kampf um das Licht einander den besten Platz streitig zu machen, so reckt sich in der Tiefe des Wassers alles dem organischen Regen entgegen.

Die beiden Abbildungen 177 u. 178 geben uns eine Vorstellung davon, wie bei diesem Kampf ein Organismus den andern zu überwuchern trachtet, und welche Fülle verschiedenartiger Tiere an reichen Stellen in geringen Tiefen an diesem Kampf beteiligt sind.

Es ist merkwürdig, wieviel Tiere es gibt, welche die für den Laien auffälligste Eigentümlichkeit tierischen Lebens, nämlich die freie Beweglichkeit, aufgegeben haben. Solche Tiere erinnern wie in ihrer Lebensweise so auch in ihrem Aussehen in überraschender Weise an Pflanzen, und es ist kein Wunder, daß die älteren Naturforscher sie für Pflanzen hielten oder doch für Übergangsformen zwischen Tieren und Pflanzen. Der alte Name, unter dem viele sessile Tiere zusammengefaßt wurden, Zoophyten oder Pflanzentiere, hat, wie wir sehen werden, ein gut Teil Berechtigung.

Sessile Tiere finden sich nur im Wasser, und zwar sowohl im Meer als im Süßwasser. In beiden Lebensgebieten, aber vor allem im Meer, sind sie außerordentlich arten- und individuenreich. Da sehen wir in den seichten Gebieten ganze Wälder von Röhrenwürmern, Schwämmen, Aktinien, in etwas größerer Tiefe solche von Horn- und Steinkorallen und in den großen Tiefen solche von seltsam abgeänderten Tiergestalten aus allen möglichen Gruppen.



Abb. 177. **Rasen sessiler Tiere am Boden des Meers.** (Adriatisches Meer bei Triest.)
Die hoch aufragenden langstieligen Polypen gehören zur Art *Tabularia indivisa* Allm. Die spiraligen Stöcke sind das Moostier *Bugula*, die Röhrenwürmer sind *Sabella gracilis* Gr. Vorn links eine Mießmuschel (*Mytilus edulis* L.), vorn rechts eine kleine Seeanemone darüber ein Kalkschwamm *Sycon raphanus* L.

Vergr. 2 mal. Orig. nach der Natur.

Fahren wir in einem Kahn über diese Wiesen oder Wälder dahin, so sehen wir sie im klaren Wasser in einer oft unbeschreiblichen Pracht ihre Kronen und zarten Kelche entfalten. Unwillkürlich vergleichen wir sie mit Blumen und geben ihnen die schönsten Namen, welche unsere Phantasie ersinnen kann. Sie wachsen auf Ästen und Zweigen, die uns an Bäume und Büsche erinnern; wo sie dem Wellengang zugängig sind, da beugen und wiegen sie sich unter dessen Druck wie die Pflanzen unter dem Hauch des Windes.

Wenden wir unsere Gedanken von diesen Blumengärten des Wassergrundes dem Lande zu, so konstatieren wir mit Erstaunen, daß die sessilen Tiere ausschließlich Wasserbewohner sind, daß sie keine Vertreter auf dem festen Lande haben. Zwar haben wir bei den räuberischen Tieren der Landfauna manche Formen kennen gelernt, welche träge an einem Orte verharren und ihre Beute zu sich heranlocken, so die Spinnen, Gespensterheuschrecken und Ameisenlöwen. Sie waren nur Ausnahmen und in ihrer Gebundenheit an den Ort weit entfernt von der Art der Anpassung, die uns bei den sessilen Tieren entgegentritt. Denn unter diesen verstehen wir ja Tiere, welche dauernd oder doch für einen großen Teil ihres Lebens an einer Unterlage festgewachsen oder festgeheftet sind. Natürlich fragen wir uns nach den Ursachen, welche es bedingen, daß am Land keine sessilen Tiere vorkommen.

Die Tiergruppen, denen die sessilen Tiere angehören, sind meist ihrer ganzen Organisation nach ans Wasser gebunden. Diejenigen Tiergruppen, welche am Land zu leben vermögen, haben auch im Meer nur wenige sessile Formen ausgebildet. Meist sind die Landtiere Formen, welche zu ihrer Fortpflanzung der Begattung und zwar der Kreuzbefruchtung bedürfen. Die Natur hat keine Methoden ausgebildet, um die Verbreitung der Spermatozoen solcher Tiere in der Luft zu ermöglichen, doch wäre diese Schwierigkeit wahrscheinlich zu überwinden gewesen, wenn die Ernährungsverhältnisse in der Luft günstiger wären. Denkbar wären ja immerhin Tiere, welche nach Art der insektenfressenden Pflanzen, ohne sich vom Orte zu bewegen, ihre Opfer anlockten und bewältigten. Aber auch bei jenen Pflanzen genügt ja die Menge der erbeuteten Insekten nur als Zutat zur Nahrung. Vielleicht sind also die Ernährungsschwierigkeiten unüberwindlich gewesen. Jedenfalls gibt es keine sessilen Landbewohner.

Es gibt außer den Wirbeltieren keinen Tierkreis, der nicht festsitzende Formen enthielte. Im Wasser finden wir sie schon unter den Protozoen. Da wären gestielte Sonnentierchen (z. B. **Clathrulina elegans** und **Wagnerella borealis**), viele gestielte Flagellaten, ferner Infusorien wie die Trompetentierchen (Stentor), die Vortizelliden (Vorticella, Carchesium, Epistylis, Cothurnia etc.), schließlich die Sauginfusorien oder Acineten zu nennen.

Die Schwämme sowohl des Meeres als auch des Süßwassers sind alles festsitzende Tiere, welche bald als Krusten der Unterlage angeschmiegt sind, bald als Säulen oder verzweigte Stämme sich ins freie Wasser erheben. Unter den Nesseltieren sind alle Polypen, die ungeschlechtliche Generation vieler Medusen und alle jenen Formen, welche man als Blumentiere (Anthozoen) bezeichnet, hierher zu rechnen. Die gewaltigen Massen, aus denen die Korallenriffe bestehen, sind das Werk der Lebenstätigkeit von Korallenpolypen. Der Kalk, den sie in ihrem Körper ausscheiden, setzt ganze Inseln und ungeheure Riffe zusammen, welche die Ränder der Kontinente einsäumen und unendlich viele Schiffe schon zum Untergang gebracht haben. Von der vielgestaltigen Erscheinungsweise solcher Korallenriffe, an deren Aufbau ganz verschiedene Arten beteiligt sein können, bieten einige Bilder Beispiele, welche auf den beistehenden Seiten wiedergegeben sind. Von der Tiefe herauf bauen die Polypen gewaltige Mauern und Schichten, deren untere Teile nur mehr abgestorbene Reste, die Skelette der Tiere enthalten. Oben aber wächst die Masse der Polypen in pflanzen-



Abb. 178. Röhrenwürmer (Serpula philippii Mörch.) bewachsen mit Austern Ostrea edulis L.). Oben und im Hintergrund mit den großen Polypenstöckchen von Eudendrium sp. und den kleinen von Campanularia sp. Vorn die geschlängelten Röhren sind von dem Röhrenwurm Protula intestinicus (Lam.) bewohnt. Vorn zwischen den Röhren junge Muscheln Pecten jacobaeus L. Im Vordergrunde ein Schlangenstern (Ophiothrix fragilis Düb. u. Kor.), ganz vorn rechts die Schnecke Nassa reticulata mit dem symbiotischen Polypen Podocoryne carnea auf der Schale. Etwa nat. Größe. Orig. nach der Natur.



Abb. 179. Australisches Korallenriff bei tiefer Ebbe.
Mit Millepora alcicornis, Coeloria, Poecilopora damicornis, Symphyllia hemisphaerica und großen Knollen von Maeandrina.
Nach Saville Kent.

artigem Wachstum weiter, bis nahe an den Meeresspiegel. Und so kann es kommen, daß bei tiefer Ebbe der obere Teil des Riffs bloßgelegt wird, wie unsere Abbildungen es zeigen.

Fast alle Stachelhäuter leben sehr träg beweglich, und eine Gruppe unter ihnen, die Seelilien oder Krinoideen, sind in ihrem ganzen Leben und Aussehen typische sessile Tiere.

Die Würmer enthalten eine große Anzahl der charakteristischsten Mitglieder jener vorhin geschilderten, unterseeischen Wiesen und Wälder. Unsere Abbildungen 177 u. 178 zeigen uns Vertreter dieser zum Teil außerordentlich farbenprächtigen Formen, die an manchen Stellen im Meer so massenhaft vorkommen, daß sie am Aufbau von Riffen einen wesentlichen Anteil haben können. Hier wären auch die Moostierchen (Bryozoen), die Muschelwürmer (Brachiopoden) sowie die Rädertierchen (Rotatorien) zu erwähnen. Die beiden ersteren Gruppen enthalten nur sessile Vertreter, die letztere wenigstens einige festsitzende Formen. Von den Gliederfüßlern wäre nur eine Gruppe der Krebse anzuführen, die Cirripedien oder Rankenfüßler. Unter den Weichtieren gibt es einige festsitzende Muscheln und Schnecken, die wir später noch zu erörtern haben werden. Und so können wir schließlich als den Wirbeltieren nächststehende Gruppe der Wirbellosen die Seescheiden (Ascidien) erwähnen; unter den Wirbeltieren selbst gibt es keine sessilen Formen.

Übrigens können wir bei einer ganzen Anzahl mariner Tiere Übergänge zur sessilen Lebensweise feststellen. So gibt es nicht wenige, die an Felsen angesaugt oder an Pflanzen und sessile Tiere angeklammert, für ihr ganzes Leben auf einen engen Bezirk gebannt sind. Ich erinnere nur an die Käfer- und Napfschnecken, welche in der Brandungszone an den Felsen kleben oder an die vielen Krustazeen und Würmer, die auf Korallen und anderen Boden-



Abb. 180. Lagune in einem australischen Madreporenriff, gebildet aus *Madrepora convexa*, *M. decipiens* und *Montipora* sp. Im Vordergrunde Korallen unter Wasser. Nach Saville Kent.

tieren festgeklammert ihr Leben verbringen, und welche vielfach für ihre Ernährung auf Detritus und organischen Regen angewiesen sind.

Solche Formen zeigen bereits Andeutungen derjenigen Anpassungen, die für die echten sessilen Tiere charakteristisch sind. Diese sprechen sich zunächst in der Rückbildung der Bewegungsorgane aus. Das Wimperkleid eines festsitzenden Infusors ist ganz wesentlich geringer als dasjenige einer freischwimmenden Form. Vielfach ist es, wie z. B. bei den Vorticellen, auf die Umgebung des Mundes beschränkt; und nur, wenn ein Individuum sich loslöst und frei umherzuschwimmen beginnt, bildet es am hinteren Körper einen neuen Wimperkranz aus, der ihm davonzuschwärmen gestattet. Die röhrenbewohnenden Anneliden unter den Würmern unterscheiden sich in auffälliger Weise von den frei umherschwimmenden Formen durch den Mangel an Flossen oder Fußstummeln. Sie besitzen oft auf flachen Wülsten nur kümmerliche Reihen von Hakenborsten, welche ganz kurz sind und nur den Zweck haben, dem Tier zu ermöglichen, sich in seiner Röhre hin und her zu schieben und festzuhalten. Ein solcher Borstenwurm ist außerhalb seiner Röhre ein ganz unbeholfenes, fluchtunfähiges Tier.

Bei den Muscheln und Schnecken ist, wie im ersten Band Seite 183 geschildert wurde, der muskulöse Fuß ein gutes Fortbewegungsorgan, welches den Tieren eine zwar langsame, aber sichere Beweglichkeit ermöglicht. Bei festgewachsenen Muscheln, wie den verschiedenen Arten von Austern (Abb. 178, Taf. I), den auf Austern schmarotzenden Anomiaarten, sowie bei allen Formen, welche sich mit Byssusfäden anheften, ist der Fuß muskelarm und rudimentär. Das gleiche gilt für die festgewachsenen Schnecken, deren Fuß vielfach eine besondere

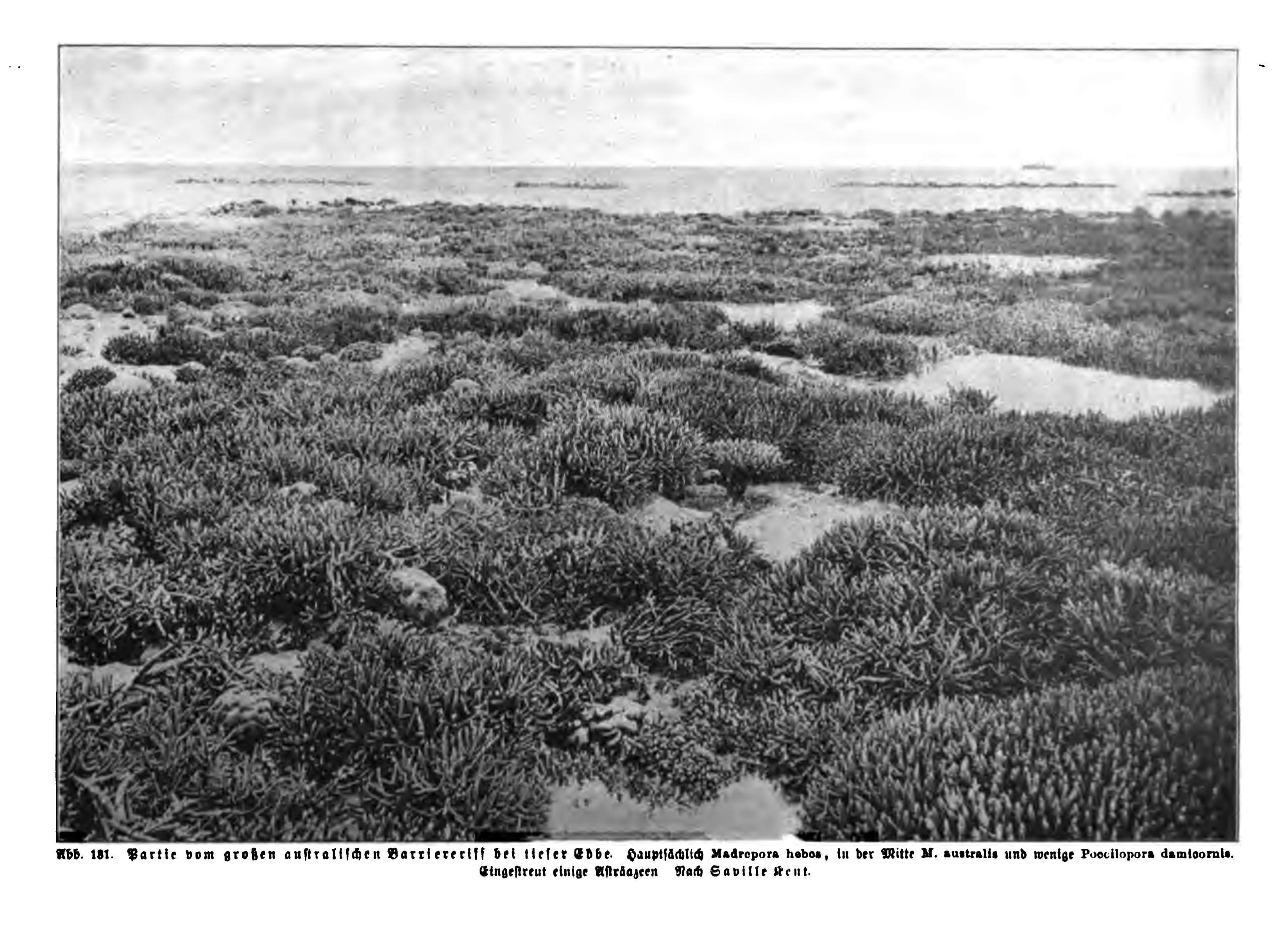


Abb. 181. Partie vom großen australischen Barriereriff bei tiefer Ebbe. Hauptsächlich Madropora hebes, in der Mitte M. australis und wenige Pocilopora damicornis. Eingestreut einige Asträazeen Nach Saville Kent.

Funktion als Deckelhalter übernommen hat. Die Gliedmaßen der Cirripiden sind zur Bewegung vollkommen ungeeignet. Zwar bei den Larven, welche frei im Meere umherschwimmen, dienten sie als Fortbewegungsorgane. Aber sobald das Tier sich festgeheftet hat, haben sie eine andere Funktion zu übernehmen. Sie bilden die Ranken, welche zusammen vorgestreckt werden und eine Art Korb darstellen, in welchem das Tier seine Nahrung auffängt.

Die Stachelhäuter bewegen sich in der Hauptsache, wie das im ersten Band geschildert wurde, mit Hilfe der Saugnäpfe ihrer Ambulakralfüßchen. Bei den festsitzenden Seelilien fehlen den Ambulakralfortsätzen die Saugnäpfe, so daß sie zur Fortbewegung ganz ungeeignet sind und anderen Funktionen dienen.

Unter den Nesseltieren finden wir eine besonders interessante Verschiedenheit in der Ausbildung der Bewegungsmuskulatur. Und zwar tritt die Verschiedenheit vielfach bei ein und derselben Tierform in deren verschiedenen Stadien uns entgegen. Die freibewegliche Meduse, welche sich von dem sessilen Polypenstock ablöst, besitzt eine energisch kontraktile, quergestreifte Körpermuskulatur. Die sessilen Polypen ihres Mutterstockes sind dagegen mit der trägeren glatten Muskulatur versehen.

Wie die Bewegungsorgane, so sind auch die Sinnesorgane bei sessilen Tieren vielfach zurückgebildet. Und zwar tritt uns der Unterschied am auffälligsten entgegen, wenn wir freilebende mit sessilen Formen einer und derselben großen Tiergruppe vergleichen. Die freilebenden räuberischen Ringelwürmer sind vielfach mit mächtigen, hochentwickelten Augen ausgestattet. Ihre festsitzenden Verwandten, die Röhrenwürmer, haben meistens gar keine Augen, oder diese stehen auf relativ niedriger Stufe. Jene Formen, welche selbständig ihre Beute erjagen müssen, bedürfen hoher Sinnesfähigkeiten. Bei den sessilen Tieren genügt eine einfache, einseitig entwickelte Sinnesfunktion. Die Augen der Röhrenwürmer, die sich manchmal in ganzen Reihen auf deren Kiemenfäden angeordnet finden, zeigen dem Tier nicht viel mehr als den Unterschied von hell und dunkel an (z. B. bei Protula oder Sabella Abb. 177 u. 178). Fahren wir in einem Boot über eine unterseeische Wiese von Röhrenwürmern dahin, die sich in einigen Metern Tiefe unter der Meeresoberfläche ausdehnt, so können wir vielfach beobachten, wie die farbenprächtigen Kiemenkronen der Würmer in dem Augenblick mit einem Ruck in die Röhre zurückgezogen werden und verschwinden, in welchem der Schatten unseres Bootes sie trifft. Das Tier hat nicht unterschieden, ob ein Feind oder eine als Nahrung geeignete Masse sich naht. Der große und tiefe Schatten war ihm ein Signal, sich in die schützende Röhre zu flüchten. Entsprechend sehen wir bei anderen sessilen Tieren die Augen niedrig organisiert oder sie fehlen überhaupt. Und zwar fehlen sie ihnen auch, wenn sie sie als Larven besaßen, wie die Bryozoen, die Brachiopoden und die Ascidien. Die Larve der Cirripedien besitzt ein primitives Auge, das sogenannte Naupliusauge und zu dessen Seiten hochentwickelte paarige Augen. Bei der Metamorphose zum sessilen Rankenfüßler werden letztere abgeworfen, ersteres bleibt in rudimentärem Zustand erhalten.

Stets finden wir als Ergänzung den Tastsinn hoch entwickelt. Festsitzende Tiere besitzen meist eine Fülle von Tastpapillen, Fühlern, Tentakeln; Sitz des Tastsinnes sind die reichlich entwickelten Kiemen, Kopflappen, Rankenfüße, bei den Weichtieren die Siphonen, Rüssel und Mantelränder.

Wie wir aus der niedrigen Organisation der Muskulatur und der Sinnesorgane schon theoretisch erschließen können, ist bei der Mehrzahl der sessilen Tiere das Zentralnervensystem schwach entwickelt.

Dagegen zeigen die Ernährungsorgane eine besondere Spezialisation und oft sehr eigenartige Entwicklung.



Abb. 182. Partie vom äußeren Teil des großen australischen Barriereriffs, zusammengesetzt aus zahlreichen Korallenarten. Im Vordergrund links *Madrepora australis*, rechts und links die plumpere Form *M. rosaria* var. *dumosa*. Nach Saville Kent.



Abb. 183. Australisches Korallenriff bei mäßiger Ebbe zum großen Teil untergetaucht.
Gebildet aus Millepora ramosa, Alcyonium glaucum und flexibile, Mussa, Goniastraea und Porites. Nach Saville Kent.

A. Lang, an dessen Darstellung der Lebensweise festsitzender Tiere wir uns im wesentlichen anschließen, schreibt über diesen Punkt folgendes:

„Die festsitzende Fauna ist sehr reich an Arten und Individuen, die Konkurrenz ist groß. Für jedes festsitzende Tier ist deshalb von der größten Bedeutung, daß die an und für sich geringen Chancen des Nahrungserwerbes, der Nahrungszufuhr vergrößert werden. Jede Verbesserung in dieser Hinsicht sichert ihm einen unstreitigen Vorteil, gibt ihm einen Vorsprung vor seinen Mitbewerbern. Der Kampf ums Dasein hat in der Tat eine ganze Reihe solcher Verbesserungen oder neuer Einrichtungen gezüchtet, bei denen, wenn ich mich so ausdrücken darf, verschiedene Systeme zur Geltung kommen."

Die verbreitetste Methode ist in der Entwicklung einer möglichst großen, die Nahrung auffangenden Oberfläche zu erblicken. Dieselbe ist dann meist wie ein Trichter oder ein Fangkorb dem einfallenden Nahrungsregen zugekehrt. Am Grunde des Trichters befindet sich gewöhnlich die Mundöffnung, so daß die Nahrung ohne erhebliche Anstrengung des Tieres in dieselbe gelangen kann. Solche Trichter- und Fangapparate strecken sich meist in unendlicher Menge aus den Wiesen der unterseeischen sessilen Tiere nach oben. Und zwar gehören sie einer Menge verschiedener Arten von Ringelwürmern, Moostierchen, Seewalzen und Nesseltieren an. Ganz besonders auffallend sind die Fangtrichter bei den Röhrenwürmern (s. Abb. 177, 178, 184). Die am Kopfende den Mund umstehenden Tentakeln sind in feine Fäden zerschlitzt, welche in ihrer Gesamtheit eine mehr oder minder deutlich ausgebildete trichterförmige Krone zusammensetzen. Vielfach sind sie beweglich und können einen ganzen Umkreis mit ihren Bewegungen bestreichen, oder sie sind nicht kontraktil und stellen dann eine besonders schön ausgebildete Trichter- oder Spiralform dar. Bei vielen Formen kann die Trichterkrone in die Wohnröhre des Tieres zurückgezogen, und wenn die Umgebung vollkommen sicher ist, wieder hervorgestreckt werden.

Solche Formen unterscheiden sich ganz außerordentlich auffällig von ihren freilebenden Verwandten. Es fehlt ihnen ein deutlich abgesetzter Kopf. Der Fangrüssel, welcher für viele frei bewegliche Anneliden so charakteristisch ist, und die kräftigen Kiefer, mit denen jene ihre Beute zerreißen, fehlen ihnen gänzlich. Sie brauchen ja keine derartigen Hilfsmittel, um sich ihrer Nahrung zu bemächtigen, die ihnen von selbst in den Mund regnet. Ähnliche Fangtrichter finden wir bei den Moostierchen, bei den seltsamen aberranten Formen der Gattungen Phoronis und Rhabdopleura, sowie in den spiraligen Mundarmen der Brachiopoden oder Muschelwürmer.

Sehr ähnlich sieht auch der Fangapparat der Rankenfußkrebse und der Seelilien aus. Beide aber verwenden noch aktive Bewegungen, um die Beute in den Mund zu bringen. Die Rankenfüßer strecken ihre Gliedmaßen in Form eines Trichterkorbs aus ihren Schalen hervor und ziehen ihn immer wieder von Zeit zu Zeit in die Schale ein, wenn das Netz genug Beute eingeheimst hat. Bei den Seelilien werden die gegliederten Arme mit ihren feinen Verzweigungen, den sogenannten Pinnulae, starr nach oben gestreckt und bilden zusammen einen regelrechten Trichterkorb. Feine Nahrungspartikel, welche in ihn hereinfallen, werden in Flimmerrinnen an der Oberseite der Pinnulae und Arme dem Munde, der am Grunde in der Mitte des Trichterkorbes gelegen ist, zugewirbelt.

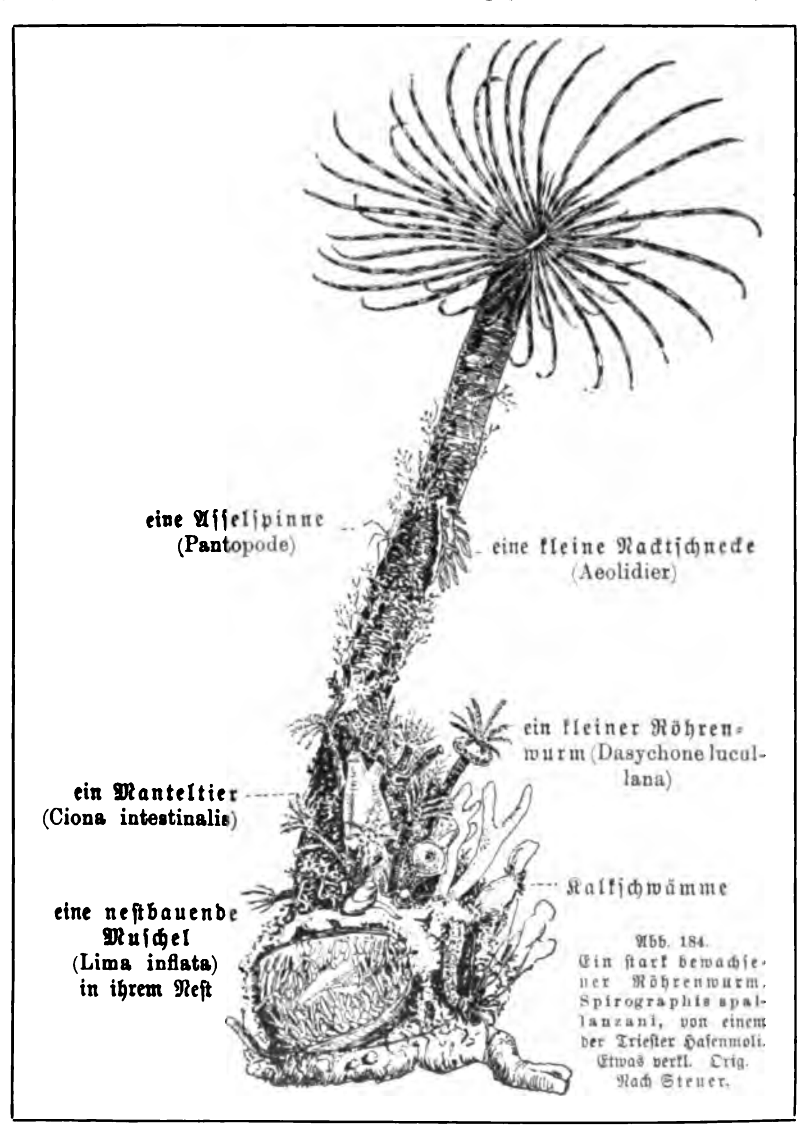


Abb. 184. Ein stark bewachsener Röhrenwurm, Spirographis spallanzani, von einem der Triester Hafenmoli. Etwas verkl. Orig. Nach Steuer.

Auch die Seewalzen oder Holothurien halten ihre ausgebreiteten Tentakeln dem Nahrungsregen entgegen, und bei manchen Formen, wie z. B. der Cucumaria mit ihren feinverzweigten Tentakeln, hat man beobachtet, daß dieselben von Zeit zu Zeit durch

den Mund gezogen und gleichsam abgeleckt werden. Die letztgenannten Formen unterstützten alle schon mehr oder minder die Tätigkeit ihres Fangapparates durch aktive Bewegungen.

Das ist in einem noch ausgesprocheneren Maße der Fall bei all jenen Formen, welche einen Strudelapparat ausgebildet haben. Schon im ersten Bande wurde auf Seite 265 für Protozoen die Ausbildung solcher Strudelapparate dargestellt, und schon damals konnte darauf hingewiesen werden, daß die Mehrzahl der strudelnden Protozoen zu den festsitzenden Tieren gehören.

Ganz ähnliche Strudelapparate wie jene haben nun auch zahlreiche vielzellige Tiere ausgebildet. Bei den Moostierchen z. B. ist der Fangtrichter hauptsächlich durch die Strudelwirkung seines Cilienbesatzes wirksam. Bei vielen anderen Formen wird ein Wasserstrom durch im Innern des Körpers gelegene Wimperzellen erzeugt und durch aufnehmende Öffnungen sowie Kanäle der Stätte der Verdauung zugeleitet. Dabei befindet sich an dem festsitzenden Tier immer ein System von ableitenden Kanälen und Ausströmungsöffnungen, welche das Wasser aus dem Körper wieder entfernen, das durch die Einströmungsöffnungen und die zuleitenden Kanäle hineingeführt worden ist. Bei der Passage ist es der brauchbaren festen Bestandteile entledigt worden und nimmt dafür Stoffwechselprodukte und Kot mit.

Ein sehr kompliziertes derartiges System besitzen z. B. die Spongien oder Schwämme, die das im ersten Band S. 277 geschildert wurde. Wie wirksam ihr Strudelapparat ist, was können wir daraus entnehmen, daß Spongien oft rein und sauber aus dichten Lagen von Schlamm herausragen, der ihre ganze Umgebung bedeckt. Doch auch bei viel höher stehenden Tieren finden wir ähnliche Einrichtungen. So sind die Ascidien oder Seescheiden durch eine charakteristische Ein- und Ausströmungsöffnung ausgezeichnet, die oft wie Kamine vom Körper hervorragen, und durch welche kräftige Ströme hindurchpassieren. Ganz analog diesen Formen besitzen die Muscheln Wimperzonen, welche mit Ein- und Ausströmungsöffnungen in Verbindung stehen, und die ganz besonders bei solchen Arten, welche ein relativ träges Leben führen, zu Siphonen entwickelt sind, die oft sehr beträchtliche Längen erreichen können. Charakteristische Beispiele dafür sind die Bohrmuscheln, die vielfach tief im Innern von Felsen sitzen und ihre organische Nahrung durch Heranstrudeln gewinnen. Daß die Muscheln allen Schmutz und Detritus zu sich heranstrudeln, erkennen wir an der reinigenden Wirkung, die sie auf das von ihnen bewohnte Wasser ausüben. Wasser, das durch feinste Partikelchen, Bakterien usw. getrübt ist, wird im Aquarium z. B. von ein paar Austern in 24 Stunden vollkommen geklärt. Man findet dann zwischen ihren Kiemen Schmutzmassen angehäuft. In der Natur leben solche Formen mit Vorliebe an Stellen, an denen das Wasser reich an organischen Substanzen ist. So sehen wir die Austern und andere Muscheln sich in Häfen gern in der Einmündung von Kloaken ansiedeln. Da sie mit anderem Schmutz auch krankheiterregende Bakterien abfiltrieren, so werden sie nicht selten die Träger ansteckender Krankheiten, z. B. des Typhus.

Auch die Nesseltiere, die verschiedenen Formen von Polypen und Korallen, deren Nesselkapseln vor allem an den Tentakeln wichtige Einrichtungen zum Fang der Beute darstellen, gewinnen ihre Nahrung nicht immer durch die passive Fangtätigkeit ihrer Tentakeltrichter, sondern sie gehören vielfach zu den strudelnden Tieren.

Der Cilienbesatz ihres Magenraumes oder Schlundes bringt Strömungen hervor, welche Nahrung in den Körper hineinwirbeln. Und bei größeren Polypen aus der Gruppe der Seeanemonen hat man z. B. nachgewiesen, daß ihr schlitzförmiger Mund seine Lippen in der Mitte zusammenpreßt, so daß an beiden Enden nur je ein Rohr offen bleibt, von

denen die Cilienbewegungen das eine zum Einfuhr-, das andere zum Ausfuhr-Sipho machen.

Sehr wichtig für die Existenz der festsitzenden Tiere sind ihre Stielbildungen. Dieselben dienen verschiedenen Zwecken. Zunächst befestigen sie ihre Träger an der Unterlage. Sodann erheben sie sie über den Boden, gestatten ihnen, sich emporzuranken, und sichern ihnen günstige Plätze im Wettbewerb um den organischen Regen. Es ist daher wohl zu verstehen, daß wir solche Stiele in allen Gruppen der festsitzenden Tiere vorfinden. Und zwar gibt es ihrer verschiedene Typen: Außer den gewöhnlichen starren Stielbildungen kommen nämlich auch kontraktile Stiele vor, welche ihre Träger bei drohender Gefahr in sichernde Verstecke zurückzuschnellen vermögen (vgl. Abb. 185).

Abb. 185. Das Rädertier Floscularia appendiculata Legd. *A* ausgestreckt, *B* zusammengezogen. Vergr. 500 mal. Orig. nach der Natur.

Diese sichernden Verstecke bestehen sehr vielfach bei den festsitzenden Tieren in Röhren und Schalen, die sich manchmal in zarter Ausbildung, oft auch als zählebrige oder steinharte Hüllen in allen möglichen Gruppen der sessilen Tiere finden. Ich brauche nur an die Kalkröhren der Korallen, an die Gehäuse der Röhrenwürmer, an die Schalen der Muscheln, Schnecken, Muschelwürmer und Rankenfußkrebse zu erinnern. Welche komplizierten Anpassungen in der Ausbildung der Haut, der Sinnesorgane, der Muskulatur, der Lage der Atemorgane und der Mündung des Afters diese Schutzbildungen zur Folge haben, darüber belehrt uns ein Blick auf die Organisation dieser eigenartigen Tiere.

Sehr eigenartige Schutzbildungen treten uns bei manchen Gruppen festsitzender Tiere in Form von Deckeln entgegen, welche bei Polypen und Röhrenwürmern, Schnecken und selbst bei Ascidien das Gehäuse des Tieres zu verschließen haben; über alle diese Schutzanpassungen finden sich nähere Angaben in einem späteren Kapitel.

Einen besonders auffallenden Einfluß hat die sessile Lebensweise auf die Fortpflanzungsverhältnisse. In vielen Fällen führt ungeschlechtliche Fortpflanzung zur Stockbildung. Das ist gerade bei denjenigen Formen der Fall, welche am auffälligsten an

pflanzliche Bildungen erinnern. Indem bei der Knospung oder Teilung die einzelnen Individuen miteinander in Zusammenhang bleiben, bilden sie oft weitverzweigte Stöcke. Es sind dann die Einzeltiere durch ein gemeinsames Gewebe miteinander verbunden, welches die Nahrungssäfte von einem Teil des Stockes zu dem andern leitet. So gibt jedes Individuum von der aufgenommenen Nahrung seinen Teil an die mit ihm fest verbundenen Genossen ab. Dadurch wird eine bedeutende Erweiterung des beherrschten Gebietes erzielt und der Zufall des günstigen Nahrungsregens in erhöhter Weise ausgenutzt. Mächtig entwickelte derartige Tierkolonien oder Tierstöcke sind die Korallen der Riffe, wie sie auf den Abb. 179—183 uns entgegentreten. Bei den pflanzenartig verzweigten Tierstöcken kommt es nicht selten zu einer Arbeitsteilung der Individuen, indem die einen hauptsächlich im Dienste der Nahrungsaufnahme stehen, während andere als Schutz- und Wehreinrichtung und in anderen Funktionen tätig sind.

Wir haben schon wiederholt erwähnt, daß die festsitzenden Tiere oft durch lebhafte Farben ausgezeichnet sind. Die Färbung ist vielfach nicht auf die einzelnen Individuen beschränkt, sondern erstreckt sich über die ganzen Stöcke. Ich habe früher bereits darauf aufmerksam gemacht, daß die lebhafte Färbung sessiler Tiere einen ähnlichen Zweck haben mag wie die Farbenpracht der Blumen. Es ist möglich, daß in manchen Fällen, durch die Farben angelockt, Beutetiere in den geöffneten Mund der Polypen usw. schwimmen.

Bei knospenden und stockbildenden Tieren pflegt die Regenerationskraft sehr groß zu sein. Wo ein Einzelindividuum abgeschnitten oder verletzt wird, da wächst an seiner Stelle bald ein neues hervor. Diese Ergänzungsfähigkeit ist für die sessilen Tiere von größter Bedeutung; denn viele von ihnen werden von anderen Tieren gerne abgeweidet. Fische, Krabben, Stachelhäuter und Schnecken fressen an den Stöcken der Polypen und Korallen und richten unter ihnen große Verheerungen an. Und da die festsitzenden Tiere fast alle, auch wenn sie nicht stockbildend sind, eine ausgesprochene Neigung zu geselligem Vorkommen haben, so sind die von ihnen gebildeten unterseeischen Wiesen und Wälder der Sammelplatz einer reichen Fauna von Tieren, denen sie als Nahrung dienen. Wie in einem Wald oder auf einer Wiese ist aber in der Regel der durch solche Feinde angerichtete Schaden kaum jemals auffällig sichtbar, denn die Ergänzungskraft der sessilen Tiere hält gleichen Schritt mit den Schädigungen, welche ihnen widerfahren.

Die festsitzenden Tiere sind fernerhin alle auf besondere Einrichtungen angewiesen, um ihrer Art die Möglichkeit der Verbreitung zu sichern. Tatsächlich finden wir manche Arten festsitzender Tiere über weite Strecken verbreitet. Allerdings ist festzustellen, daß gerade bei den festsitzenden Tieren die Neigung zur Ausbildung von Lokalformen und der Zerfall der Gattungen in viele einzelne Arten besonders ausgebildet ist. Diese Erkenntnis hat sogar zur Aufstellung eines allgemeinen Satzes, des sogenannten Döderleinschen Prinzips, geführt, welches besagt, daß, je freizügiger ein Tier ist, um so weniger es die Tendenz zeigt, in Rassen, Lokalformen und Unterarten zu zerfallen. Umgekehrt sind die „weniger vagilen" Tiere diejenigen, welche an allen Orten ihres Vorkommens verschiedene Formen und Ausbildungen angenommen haben.

Die „Vagilität" oder sagen wir lieber Freizügigkeit wird bei den sessilen Tieren durch verschiedene Mittel gesichert. Das verbreitetste derselben ist das Vorkommen freischwimmender Larven, welche nach einer mehr oder minder langen Periode planktonischen Lebens sich erst auf die feste Unterlage niederlassen, um dort zum sessilen Leben überzugehen. Solche freischwimmende Larven finden wir in allen Gruppen der sessilen Tiere. Bei Korallen, Stachelhäutern, Muschelkrebsen, Moostierchen, Würmern, Seescheiden, Schnecken, Muscheln, usw. usw.

Eine etwas kompliziertere Methode ist bei denjenigen Formen eingeschlagen, bei denen ein Generationswechsel zwischen sessilen Individuen und vagilen Individuen ausgebildet ist. Bei solchen Formen dient die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Individuenvermehrung an Ort und Stelle. Zwischen den ungeschlechtlichen Individuen treten von Zeit zu Zeit unter dem Einfluß von Gesetzmäßigkeiten, welche bei den verschiedenen Arten verschieden sind, Geschlechtsindividuen auf, welche die Fähigkeit haben, sich loszulösen und ihre Geschlechtsprodukte über ein weites Areal, welches sie schwimmend durchziehen, auszustreuen. Sie dienen also ganz vorwiegend der Verbreitung der Arten. Das bekannteste Beispiel für einen derartigen Generationswechsel bieten die Polypenstöcke mit ihren ungeschlechtlichen Individuen und den von ihnen erzeugten freischwimmenden Geschlechtstieren, den sogenannten Medusen. Im ersten Bande dieses Werkes ist auf Seite 511 ff. dargelegt worden, wie auch bei den Anneliden sich ein solcher Generationswechsel ausgebildet hat, dessen einzelne Vervollkommnungsschritte wir bei den verschiedenen dort geschilderten Arten genau verfolgen können. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß bei jenen Formen die allmähliche Entwicklung des Generationswechsels in einem engen Zusammenhang mit der Anpassung an eine immer ausgesprochener sessile Lebensweise steht.

So sehen wir denn bei dieser wichtigen, vor allem im Meer eine ungeheure Rolle spielenden biologischen Gruppe der Tierwelt die Ernährungsweise alle Erscheinungen des Lebens in tiefgehender Weise beherrschen.

10. Schlamm- und Sandfresser. Steinbohrer.

Die sessilen Tiere können übrigens nicht all jenen Detritus und die Massen organischer Substanzen, welche zum Boden der Gewässer niederrieseln, auffangen. Große Massen lagern sich am Boden ab, und zu ihnen gesellen sich die Fäkalien der sessilen Tiere selber. Auch sonst gibt es auf der Erde viele Örtlichkeiten, an denen Massen von organischer Substanz teils tierischer, teils pflanzlicher Herkunft sich ablagern und unter Mitwirkung von Bakterien Fäulnis und andere Umwandlungsprozesse durchmachen. Alle solchen Orte beherbergen eine besondere Tierwelt, deren Anpassungen jeweils verschieden sind, je nachdem die Fäulnisprozesse in den betreffenden Massen mehr oder weniger intensive sind. Wir können danach Sand-, Schlamm-, Detritus- und Humusfresser unterscheiden, denen sich die echten Fäulnisbewohner anschließen, die uns dann ihrerseits wieder zu den Aasfressern führen.

Sand, Schlamm und Humus beherbergen Tierformen von eigenartigen sehr charakteristischen Lebensgewohnheiten. Es sind das Tiere, welche vielfach die ganze Masse, aus welcher das sie umgebende Medium besteht, in ihre Verdauungsorgane aufnehmen und in denselben die nutzbaren Stoffe durch Verdauungsvorgänge herausziehen. Die Sortierung der brauchbaren von den unbrauchbaren Stoffen, welche bei sessilen Tieren, bei Strudlern und anderen Formen durch besondere Apparate und Einrichtungen auf mechanischem Wege sich vollzieht, wird bei diesen Tieren also durch chemische Einwirkungen erzielt. Ihr Darm, welcher meist eine bedeutende Länge erreicht, pflegt prall von den betreffenden Massen angefüllt zu sein, in denen unorganische Substanzen meist eine hervorragende Rolle spielen. Die Fäkalmassen, welche diese Tiere produzieren, sind natürlich sehr beträchtlich und bestehen hauptsächlich aus dem anorganischen Material, doch ist sehr häufig die Ausnützung des Gefressenen eine unvollkommene.

Die größten Substanzmengen müssen selbstverständlich diejenigen Tiere durch ihren Darm passieren lassen, welche an organischen Substanzen relativ armen Sand bewohnen. Es gibt



Abb. 186. Trichter und Fäkalhaufen von Balanoglossus.
Photographie nach der Natur in den Lagunen bei Aquileja. stud. Wacker photographiert.

ihrer eine ganze Menge, und das weist darauf hin, daß die im Sand zur Verfügung stehenden organischen Beimischungen doch nicht ganz gering sein müssen. Doch ist immerhin die Sandfauna stets viel ärmer, vor allem an verschiedenen Arten und Gattungen, als z. B. die Schlammfauna.

Diejenigen Protozoen, welche Sand mit ihrer Nahrung aufnehmen, verwenden zum Teil die Sandkörner in einer sehr eigenartigen Weise. So bauen die sandschaligen Foraminiferen sich mannigfaltig gestaltete harte Hüllen, indem sie Sandkörner in ihr Protoplasma aufnehmen und an der Oberfläche mit einem Zement zusammenkitten. Unter den Nesseltieren bewohnen einige Aktinien den Sand, den sie auch massenhaft verschlucken.

Viel interessanter als diese Tiere sind aber die sandbewohnenden Würmer. Es gibt ihrer eine ganze Menge. Die interessantesten unter ihnen sind ein an den europäischen Küsten sehr häufiger und von den Fischern vielfach als Köder verwandter Borstenwurm, Arenicola piscatorum Lam., und der infolge seiner morphologischen und embryologischen Besonderbeiten so viel genannte Balanoglossus, der Eichelwurm. Diese beiden Würmer und viele andere haben eine sehr ähnliche Lebensweise. Wir können uns daher auf die Schilderung der Lebensumstände einer Form beschränken und lehnen uns dabei an die treffliche Schilderung an, welche Stiasny über die Lebensweise von Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje gegeben hat. Dieses Tier kommt sehr häufig in den bei Ebbe bloßliegenden flachen Sandstrandgebieten bei Grado und Aquileja am Golf von Triest vor. Aber an vielen anderen Orten der Erde, so an den amerikanischen und japanischen Küsten, findet er sich unter denselben Umständen. Hat die Ebbe den Sandstrand bloßgelegt, so beobachtet man an Stellen, an denen Eichelwürmer vorkommen, häufig im Sande kleine trichterartige Vertiefungen von kreisrundem Umriß, die am Grunde in eine Röhre übergehen. Ist einige Zeit nach dem Eintritt der Ebbe verflossen, so sieht man jedesmal in einiger Entfernung von dem Trichter eine aufgeknäulte Sandwurst (Abb. 186). Wenn man zwischen diesen beiden Gebilden den Sand sorgfältig aufgräbt, so findet man einen ungefähr U-förmig gekrümmten Gang, welcher von dem Trichter aus in die Tiefe steigt, oft den dunkler gefärbten Schlamm unterhalb des Sandes durchsetzt, scharf umbiegt und dann nach kurzem, wagerechtem Verlauf wieder steil in die Höhe steigt. In diesem Gang findet sich der Balanoglossus, und zwar ist sein Kopf dem Trichter zugekehrt. Aus diesem kann er hervorkriechen und entweder mit dem ganzen Körper oder mit

dessen vorderem Teil sich über die Oberfläche des Sandes bewegen. Auch gräbt er von dem Hauptausgang aus Seitengänge, in denen er massenhaft Sand und darin enthaltene, als Nahrung brauchbare Substanzen aufnimmt. Doch kehrt er offenbar gern zu seiner Wohnröhre zurück, welche mit Schleim austapeziert ist Der untere Teil des Rohres reicht in die Region des Grundwasserspiegels und ist daher sehr hinfällig (Abb. 187). Von hier aus unternimmt auch der Eichelwurm vielfach seine Wanderungen durch den Sand.

Das Hinterende des Tieres ist stets dem anderen Schenkel der Röhre zugewandt, durch welche das Tier seinen reichlich mit Sand durchsetzten Kot, ebenjene vorhin erwähnten Sandwürste, an der Oberfläche absetzt. Charakteristisch ist, daß der Balanoglossus bei Eintritt der Ebbe mit dem Vorderende sich stets in der Nähe des Trichters befindet, während bei Eintritt der Flut der Körper fast ganz in die Nähe des durch das Kothäufchen gekennzeichneten Hinterendes der Röhre zusammengezogen ist.

Eine ähnliche Lebensweise führen noch viele andere Würmer, welche im Sande bohren und ihre Nahrung mit reichlich Sand vermischt aufnehmen. Ihnen schließen sich eine ganze Anzahl von Stachelhäutern an, vor allen Dingen wären die Seewalzen hervorzuheben, von denen die Formen mit schildförmigen Fühlern, die Aspidochiroten, sich den Sand geradezu in den Mund schaufeln. Stets findet man ihren Darm prall mit Sand angefüllt, dem allerdings sehr reichlich organisches Material beigefügt ist. Er stellt oft die reichste Fundgrube für den Foraminiferensammler dar, der in ihm ganze Sortimente von oft seltenen Arten durch Hunderte leerer Schalen vertreten findet. So können wir denn überhaupt bei all diesen Formen annehmen, daß sie den Sand nicht ganz wahllos hinunterschlucken. Ganz besonders interessant ist die Lebensweise einiger unregelmäßiger Seeigel, wie des Herzigels (Echinocardium cordatum Penn.) und anderer Spatangiden (z. B. E. flavescens [Müll.] und Spatangus purpureus [Müll.]). Diese Formen leben im Sand, in den sie sich durch eigenartige Bewegungen ihrer Stacheln einzugraben vermögen. Ihre Körperform steht in engster Beziehung zu den Erfordernissen ihrer Lebensweise. Der Mund der etwa eiförmigen Tiere befindet sich am vorderen Ende der Unterseite und ist von Lippen umgeben, welche seine Silhouette einer Pflugschar ähnlich machen (Abb. 188). Die Unterlippe greift nämlich stark vor und wurde bisher meist für ein Mittel gehalten, das Tier durch den Sand vorwärts zu wühlen. Neuere Forschungen weisen aber darauf hin, daß das Tier meist ziemlich ruhig in der von ihm ausgewühlten Höhle sitzt, sich den Sand in den Mund löffelt und zugleich durch ein eigenartiges Röhrensystem das nötige

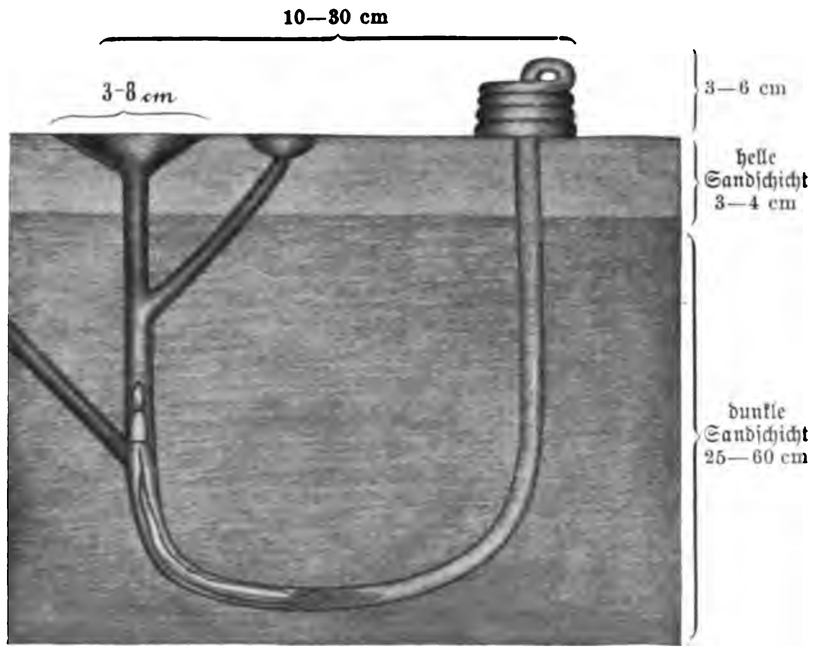


Abb. 187. Wohnröhre von Balanoglossus clavigerus Delle Chiajo bei eintretender Ebbe. Schema nach G. Stiasny.



Abb. 188. Herzigel Echinocardium cordatum (Penn.) im Sande grabend, mit seiner Atemröhre. Verkl. 1/2. Orig. in Anlehnung an Uexkuell.

Atemwasser herbeistrudelt. Vom Munde aus führt an der Außenseite der Schale eine tiefe Rinne gegen den oberen Pol derselben. Hier mündet sie in die sogenannte Atemlakune, einen Kreuz von ebenfalls tiefen Rinnen, an deren Boden die als Kiemen funktionierenden Saugfüßchen entspringen.

Die Atemrinne wird durch einen nach der Mitte zu geneigten Zaun von Stacheln, der ihre beiden Kanten einfaßt, geradezu in eine Röhre umgewandelt. Speziell um die Atemlakune herum befindet sich ein Schopf von langen Stacheln, der sogenannte Rückenschopf. Wenn der Herzigel sich in den Sand einzugraben beginnt, dann bildet dieser Rückenschopf zunächst eine Kommunikation des Tieres mit dem freien Süßwasser. Sinkt das Tier aber noch tiefer in den Sand, so bildet sich in der Fortsetzung des Rückenschopfes ein Atemkamin. Um die Schopfstacheln herum finden sich nämlich Anhäufungen von kleinen beweglichen Kölbchen, welche eine klebrige Masse ausscheiden. Beim Eingraben in den Sand wird diese Masse von dem Herzigel mit seinen Schopfstacheln an die Kanalwand gepreßt. Der Atemkamin bekommt

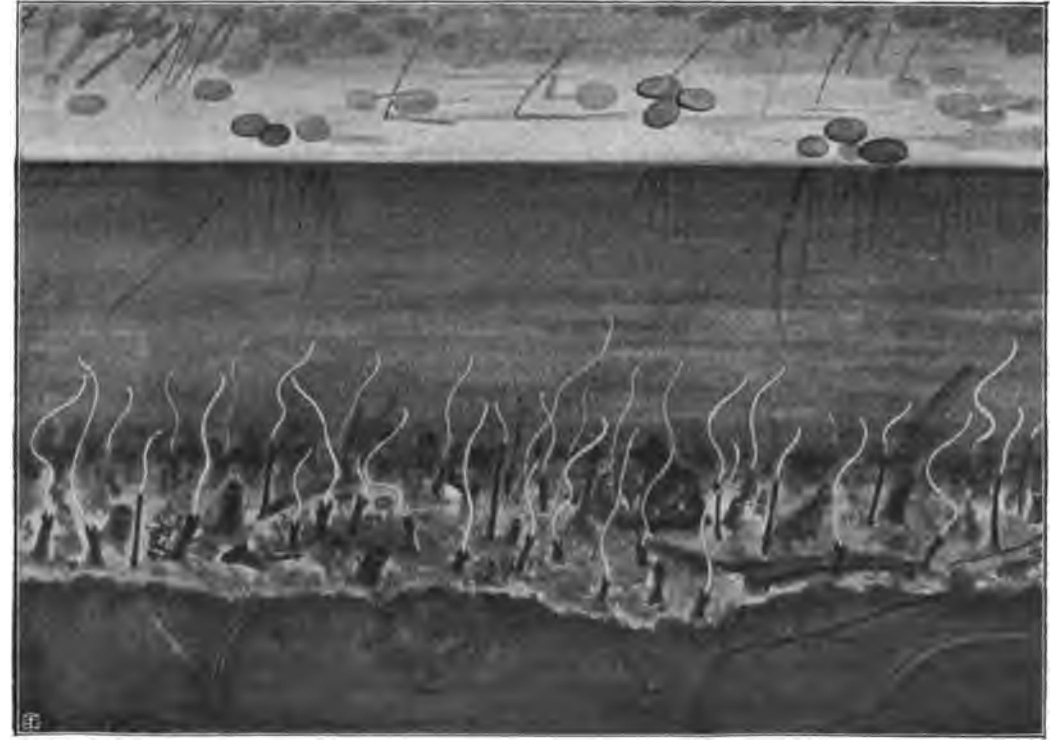


Abb. 189. Boden eines Tümpels mit Lumbriculus und Tubifex in ihren Schlammröhren.

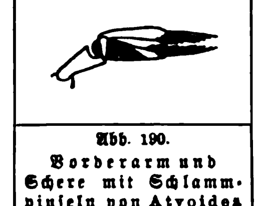


Abb. 190. Vorderarm und Schere mit Schlammpinseln von Atyoidea potimirim. Nach F. Müller.

dadurch eine so feste Konsistenz, daß das Tier ohne Gefahr 10 bis 15 cm unter der Oberfläche leben kann. Ähnlich hat er auch seine ganze Höhle mit Schleim austapeziert (Abb. 188). In dem Atemkamin, der übrigens von dem Herzigel durch eigentümliche Organe, welche Üxküll mit den Bleikugeln der Schornsteinfeger vergleicht, stets sauber gehalten und repariert wird, wird die Zirkulation des Atemwassers durch die Bewegungen der Stacheln herbeigeführt. Bei den langsamen Wanderungen, welche die Herzigel unternehmen, bauen sie ebenfalls mit Schleim ausgekleidete, wagerechte Kanäle. Nach neueren Untersuchungen von Hornyold nehmen sie übrigens den Sand nicht mit ihrer vorgestreckten Unterlippe direkt pflügend auf, sondern die Mundfüßchen, welche durch Drüsensekrete an ihrer Spitze klebrig gemacht sind, und die Lippenstacheln wirken zusammen, um die einzelnen Sandkörnchen in den Mund zu löffeln.

Unter den Krebsen gibt es eine ganze Anzahl von Formen, die im Sande wühlen. Die meisten von ihnen, wie Gammariden, Peneiden usw., sind Aasfresser, doch nehmen einige, wie Callianassa, auch größere Quantitäten von Sand in ihren Mund auf. Das gleiche gilt von einer Anzahl von Schneckenarten, die, wie z. B. Onchidium und gewisse Arten von Strombus, Sand fressen. Die sandfressenden Krabben jedoch, wie die zierliche Dottilla fenestrata Hilg., oder die Winkerkrabben (z. B. Uca pugilator Bosc.) pressen den Sand durch die Mundgliedmaßen hindurch und lassen in der Hauptsache nur die auf und in ihm wachsenden Algen den Mund selbst passieren.

Viel mehr organische Substanz enthält der feine Schlamm, welcher den Boden des Wassers an vielen Stellen bedeckt, und der vielfach von einer ganzen Welt von Protozoen erfüllt ist. Diese, Amöben und andere Rhizopoden und Infusorien verschlucken oft erhebliche Quantitäten des Schlammes. Ähnlich verfahren auch zahlreiche Würmer, welche teils den Schlamm durchwühlen, teils eine Lebensweise führen, welche an die der oben geschilderten den Sand bewohnenden Würmer erinnert. Die Kapitelliden, z. B Capitella capitata Fabr., stecken mit ihrem Körper im Schlamm und nehmen Partien von dessen Oberfläche mit ihrem Rüssel auf. Ähnlich verfahren süßwasserbewohnende Arten, wie Tubifex und Lumbriculus, welche oft in großen Scharen gesellig vorkommen und dann aus dem Schlamm sich förmlich Nester bauen, aus denen ihre Körper, oft von Schlammröhrchen kaminartig umschlossen, hervorragen (Abb. 189).

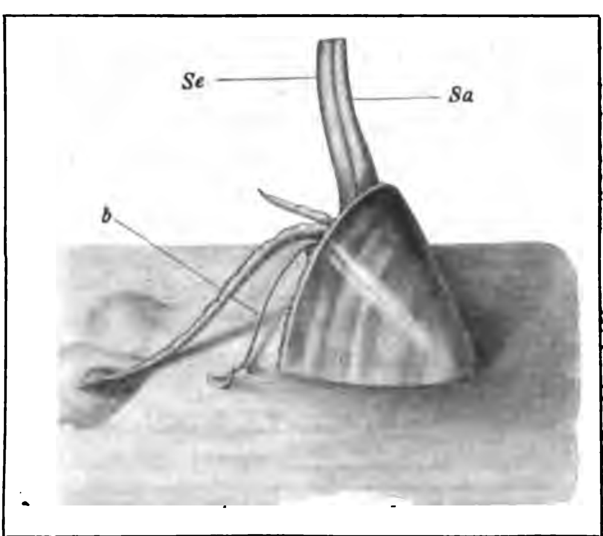


Abb. 191. Yoldia limatula zu $^{3}/_{4}$ im Schlamm steckend und mit den Palpusanhängen Schlamm fressend. *b* Siphonaltentakel, davor Palpusanhänge, *Se* Einfuhr- *Sa* Ausfuhrsipho. Nach Gilman A. Drew.

Eine Menge von Krustazeen lebt im Schlamm, verzehrt denselben und baut in ihm Gänge. So kommt an den Küsten des Wattenmeeres in großen Mengen ein kleiner Amphipode, Corophium, vor, der im seichten Wasser in Gängen lebt, die er durch Schleimausscheidung verfestigt. Man

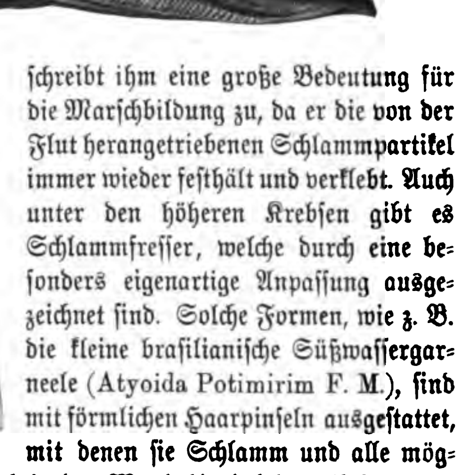


Abb. 192. Kopf der Löffelente Spatula clypeata mit dem Lamellensystem, welches vor allem am Unterschnabel ausgebildet ist. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

schreibt ihm eine große Bedeutung für die Marschbildung zu, da er die von der Flut herangetriebenen Schlammpartikel immer wieder festhält und verklebt. Auch unter den höheren Krebsen gibt es Schlammfresser, welche durch eine besonders eigenartige Anpassung ausgezeichnet sind. Solche Formen, wie z. B. die kleine brasilianische Süßwassergarneele (Atyoida Potimirim F. M.), sind mit förmlichen Haarpinseln ausgestattet, mit denen sie Schlamm und alle möglichen feinen im Wasser suspendierten Partikeln sich in den Mund hineinkehren (Abb. 189). Haarpolster und Haarpinsel sind überhaupt bei schlammbewohnenden Krebsen eine regelmäßige Erscheinung; sie dienen auch dazu, um Atemöffnungen usw. vor Verstopfung durch den Schlamm zu bewahren. Unter den Krabben, welche den Schlammstrand bewohnen, gibt es nicht wenige Arten, welche große Mengen Schlamm fressen, während sie sich Höhlen und Gänge in denselben bohren. Oft lagern sie ihre Würstchen der Reihe nach gegen die verschiedenen Himmelsrichtungen ab, so daß der Eingang in die Höhle von ihnen in Sternform umgeben wird. Die im Verlauf der Verdauung produzierten kleinen Kothäufchen hat man mit gewissen fossilen Bildungen verglichen, welche tatsächlich merkwürdig an sie erinnern. Überhaupt scheint es, daß eine ganze Anzahl schwer erklärbarer Fossilien auf die Fäzeshäufchen von Tieren zurückgeführt werden können, die ähnlich lebten und organisiert waren wie Arenicola, Balanoglossus oder die hier genannten Krebse.

Von den schlammbewohnenden Mollusken wollen wir hier nur eine Form hervorheben, die eigenartige Muschel Yoldia limatula, welche Mundtentakel, sog. „Palpusanhänge", besitzt, die sie weit vorstreckt, in den Schlamm versenkt, und an denen entlang sie durch Flimmerbewegung in einer Furche große Mengen des Schlammes nebst Diatomeen, kleinen Tieren usw. geradezu in ihren Mund baggert (Abb. 191). Ähnlich, doch mehr im Schlamm verborgen lebt Nucula delphinodonta (Migh.).

Wir schließen am besten hier gleich diejenigen Tiere an, welche, ohne selbst im Schlamm zu leben, denselben zu ihrer Nahrung ausnützen. Es gibt ihrer recht viele und sie sind meistens dadurch ausgezeichnet, daß sie durch irgendwelche Vorrichtung den Schlamm zu filtrieren vermögen, um die für sie brauchbaren Bestandteile gleich von vornherein von den unbrauchbaren mechanisch zu sondern. Sie schließen sich also in vieler Beziehung früher erörterten Tiergruppen an. Wir wollen unter ihnen ein ganz charakteristisches Beispiel herausgreifen; das sind die Enten, welche bei der Nahrungssuche ein Verfahren einschlagen,



Abb. 193. Kopf eines Flamingos (Phoenicopterus ruber L.) Schlammseihvorrichtung an Oberschnabel und Zunge sichtbar. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

welches wir in der Regel als „gründeln“ bezeichnen. Dabei lassen sie den Schlamm am Grund des Wassers durch ihren Schnabel hindurchpassieren und sondern teils mit Hilfe von besonderen Apparaten, teils unter Mitwirkung ihres feinen Tastvermögens Nahrung von Abfall. Unter den Entenvögeln finden wir Formen mit relativ glatten Schnäbeln. Sie sind auf feste, derbere Nahrung angewiesen, sind also Pflanzen- oder Fleischfresser. Bei anderen Formen deuten uns Höcker an den beiden Längskanten des Schnabels an, daß es sich um Tiere handelt, die lebende widerspenstige Beute einfangen. Diese Höcker stellen die Vorstufe dar zu den Lamellen, welche jederseits am Schnabel unserer gewöhnlichen Ente eine Reihe bilden. Das Wasser und die feineren Schlammbestandteile, die mit dem Schnabel aufgenommen worden sind, werden durch diese Lamellen hindurchfiltriert, sie lassen die gröberen Bestandteile zurück, die mit Hilfe des Tastsinnes sortiert werden. Bei unserer gewöhnlichen Ente finden sich jederseits zirka 50 Lamellen. Untersuchen wie andere Entenformen, so können wir eine Reihe aufstellen, in deren Verlauf der Seihapparat sich immer mehr vervollkommnet. Aix sponsa Boie die Brautente und Merganetta armata L. leiten uns über zur Löffelente Spatula clypeata Boie, deren vorn löffelartig verbreiterter Schnabel jederseits oben und unten 188 dünne hohe Lamellen trägt, welche uns direkt in Aussehen und Funktion an die Barten der Wale erinnern (Abb. 192).

Eine ähnliche Filtervorrichtung weist auch der Schnabel des Flamingos auf, aber in umgekehrter Anordnung mit den Hauptlamellen am Unterschnabel; denn der langhalsige Vogel kann nur mit beim Niederbeugen umgekehrtem Kopf im Schlamme gründeln (Abb. 193). Das Schnabeltier haben wir früher (S. 133) schon als Schlammgründler hervorgehoben.

Hier ist auch der Ort, um eine ganz merkwürdige Gruppe von Tieren zu erwähnen. Wir haben ja von Tieren gesprochen, welche vielfach in recht festen Anhäufungen von Sand, Schlamm, Erde usw. leben. Eine weit größere Arbeitsleistung müssen aber diejenigen Tiere vollbringen, welche in Steinen bohren, und ihrer gibt es eine ganze Anzahl. Soweit wir wissen, sind diejenigen Formen, welche Urgesteine und vulkanische Felsen als Ort ihrer Tätigkeit erwählen, ausschließlich auf mechanische Mittel angewiesen. So können Seeigel mit den scharfen Kiefern ihrer Aristoteleslaterne selbst sehr harte Felsen zernagen und sich auf diese



Abb. 194. Schale einer Auster von den Löchern durchsetzt, welche der Bohrschwamm Vioa typica Nardo verursacht hat. Nat. Größe. Orig.-Photographie nach der Natur.

Weise Höhlungen schaffen, in deren Inneres sie mit ihrem ganzen Körper bei drohender Gefahr sich flüchten. So sah ich an der japanischen Küste die harten, aus vulkanischem Gestein bestehenden Felsen von den 10 bis 20 cm im Durchmesser erreichenden Seeigellöchern an einzelnen Stellen durchsetzt. Die Seeigel nehmen die abgeschabten und abgesprengten Gesteinsplitter durch den Mund in den Darm auf, in welchen sie sich oft in Mengen finden.

Andere Tiere, welche vorwiegend in kalkigen Gesteinen bohren, doch auch manche, welche Silikate aufsuchen, müssen denselben mit chemischen Mitteln zusetzen. So finden wir vielfach in den von der Flut umhergerollten Gesteinsbrocken am Strande Hunderte und Tausende von kleinen Bohrlöchern. Dieselben sind durch den weichen Körper eines Schwammes erzeugt, der das Gestein aufzulösen vermag. Dieser Schwamm (Vioa typica Nardo) lebt als kleines zartes Gewebeklümpchen im Innern der Steine. Er bohrt auch in den Schalen von Muscheln (Abb. 194) und Schnecken und im Kalkskelett von Korallen. Nach neueren Untersuchungen soll er aber auch emporwachsen und eines der mächtigsten Schwammgebilde erzeugen können, welches überhaupt im Meere vorkommt; es ist dies der als Becher des Neptun (Poterion poseidonis Herkl.) beschriebene Riesenschwamm (Abb. 195).



Abb. 195. Poterion poseidonis Herkl. Neptunsbecher. Riesiger mariner Schwamm. Verkl. $^1/_{10}$. Orig.-Photographie nach der Natur.

Auch die Bohrmuscheln scheinen neben mechanischen noch chemische Hilfsmittel beim Anbohren der Gesteine zu verwenden. Man findet sie in den verschiedenartigsten Steinsorten, und es gibt ihrer eine ganze Reihe von Arten mit sehr verschiedenen Stufen



Abb. 196. Bohrmuscheln (Pholas dactylus L.) in ihren Felsenlöchern. Verkl. 1/2.

der Anpassung an ihre eigenartige Lebensweise. Während die einen von ihnen, wie die Arten der Gattung Pholas, noch vollkommene Schalen besitzen, deren scharfe Rillen und Kämme beim Einbohren in die Felsen eine raspelnde Tätigkeit ausüben, verschwindet bei den höher angepaßten Arten mehr und mehr das ursprüngliche Schalenpaar. Es wird allmählich durch eine gleichmäßige undifferenzierte Röhre aus kalkiger Substanz ersetzt. Bei Lithophagus lithophagus L., welche ausschließlich in Kalkstein bohrt, hat List Drüsen nachgewiesen, die allen ihr nahestehenden Muscheln fehlen, und die wahrscheinlich Säuren produzieren. Auf lösende Wirkung von Säuren weist auch die Form der Bohrlöcher hin, die bei dieser Art unmöglich durch mechanische Arbeit hervorgebracht sein können.

11. Staub-, Mulm- und Humusfresser.

Auch auf dem festen Lande gibt es Ansammlungen von in der Hauptsache anorganischen Substanzen, denen sehr wenig von organischen Bestandteilen beigefügt ist, aber immerhin so viel, um gewissen Tieren die Existenz zu ermöglichen. Eine solche Substanz ist der Staub, der gewöhnliche Staub, den der Wind vor sich herträgt und in Ritzen und Löchern, in Dachrinnen, hohlen Bäumen, auf dem Moos und auf Felsen und Schneefeldern ablagert. Er kann so überwiegend aus mineralischen Substanzen bestehen, daß kaum ein Tier sich von ihm auf die Dauer ernähren könnte. Fast stets enthält er aber auch in diesem Fall Dauerformen von Tieren und Pflanzen; z. B. Zysten von Infusorien und Bärentierchen, Dauereier von kleinen Krustazeen, Rädertierchen und Würmern. Vielfach sind ihm kleine Stückchen von Pflanzen, Holzstaub, Moosblättchen, Hölzer, vor allem Pollenkörner von Blütenpflanzen und Koniferen, Sporen von Bärlapp und Moosen, Algenzellen u. dgl. beigemengt. Dazu kommen Pflanzensamen, Haare und Wolle von Pflanzen und Tieren, Federteilchen von Vögeln; kurz, es findet sich noch eine ganze Auswahl von Produkten des Tier- und Pflanzenreiches. Sie selbst finden eine Reihe von Liebhabern unter den Tieren, und wenn sie länger

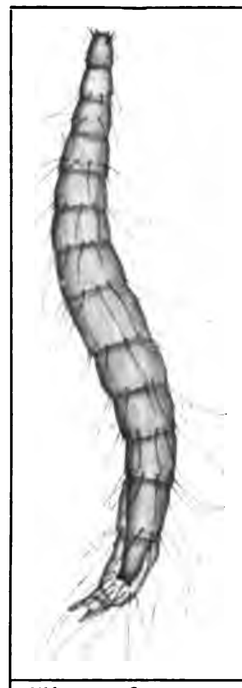


Abb. 197. Larve des Hühnerflohs Ceratophyllus gallinae. Vergr. 16 mal. Orig. nach der Natur.

oder kürzer befeuchtet werden, so wachsen aus ihnen Rasen von Pilzen und Bakterien, die wiederum hungrige Mäuler anlocken.

So halten sich im Staub der Bodenritzen die Larven der verschiedenen, im erwachsenen Zustand Menschen und Tiere belästigenden Floharten auf. Kleine Milben und flügellose niedere Insekten (Apterygoten) kommen an ähnlichen Orten vor. Solche Formen sind es, welche in alten Bibliotheken, Herbarien und Insektensammlungen sich oft unangenehm bemerkbar machen. Vor allem häufig sind da die Staub- und Bücherläuse Troctes divinatorius Müll. und Atropos pulsatoria L. Es sind dies kleine, termitenähnlich aussehende Tierchen, welche schnell umherhuschen und den Verfolgungen durch die Bücherskorpione (Chelifer cancroides L.) ausgesetzt sind, die sich als räuberische Tiere ausschließlich von ihnen ernähren. Die Staub- und Bücherläuse gehören zur Gruppe der Psociden oder Holzläuse, den Geradflüglern angereihte, sehr kleine Insekten, die vielfach auf Blättern von Bäumen und Gebüsch angetroffen werden, wo sie sich von organischen Staubbestandteilen und vor allem von Pilzrasen ernähren. Die in Insektensammlungen und Herbarien vorkommenden Mottenraupen (z. B. von Phycis elutella Hübn.) halten sich vorwiegend an die getrockneten Tiere und Pflanzen selbst.

Staubfresser sind auch eigentlich die Tiere, welche wir regelmäßig auf Schneefeldern und der Oberfläche von Gletschern antreffen. Die bekanntesten unter ihnen sind die Schnee- und Gletscherflöhe, kleine flügellose, niederste Insekten, die oft zu vielen Tausenden vorkommen und dadurch seit langem schon die Aufmerksamkeit der Alpenwanderer auf sich gezogen haben. Die bekanntesten Arten sind Degeeria nivalis L. und Desoria glacialis Nic., dunkle Tiere mit Springstangen am Hinterleib, die ihnen, den Flöhen ähnlich, weite Sprünge auszuführen gestatten. Die erstgenannte Art tritt vor allem bei Tauwetter auf der Oberfläche des Schnees auf, während Desoria, der Gletscherfloh, am meisten auf Alpengletschern beobachtet wurde. Sie nähren sich da von dem Staub, der massenhaft Pollen, vor allem von Koniferen, zu enthalten pflegt. Mit ihnen finden sich andere Schneeinsekten, wie die flügellose, spinnenähnlich aussehende Fliege Bibio araneoides Mg. Die Tiere, die man sonst auf dem Schnee an sonnigen Wintertagen findet, sind meist nur durch den Wärmereiz dahin verlockt, wie z. B. die Regenwürmer, die man im Gebirge oft am Rand



Abb. 198.
Regenwurm (Lumbricus terrestris L.) mit dem Hinterende in seine Wohnröhre eingehakt. In der Umgebung seine Kotballen. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

der Schneefelder und selbst auf der Oberfläche derselben mitten im Winter antreffen kann. So glaube ich auch, daß es sich bei dem während einer Expedition des Herzogs der Abruzzen am Mt. Elias in Alaska entdeckten Schneeregenwurm nicht um einen typischen Schneebewohner handelt.

Je reicher an organischer Substanz der Staub ist und je mehr er sich dem Zustand nähert, den wir als Mulm und Moder bezeichnen, um so reicher wird die Fauna, die ihn bewohnt. Außer Milben und apterygoten Insekten treten uns dann Landasseln (Porcellio, Armadillidium usw.), Tausendfüßler aus der Gruppe der Juliden, Weberknechte (Opilioniden) und von größeren Insekten einzelne Käfer und vor allem die Küchenschaben (Blattiden) entgegen. Je mehr Pilzvegetation den Mulm erfüllt, um so eher können wir auch Landschnecken, vor allem Landdeckelschnecken und Nacktschnecken, selbst Heliciden, ferner Käfer und Käferlarven, vor allem aus den Familien der Anthrenen und Kryptophagiden und in den Tropen manche Landplanarien und jene eigentümlichen, zwischen den Ringelwürmern und Tausendfüßlern stehenden Tiere aus der Gattung Peripatus und Verwandte antreffen.

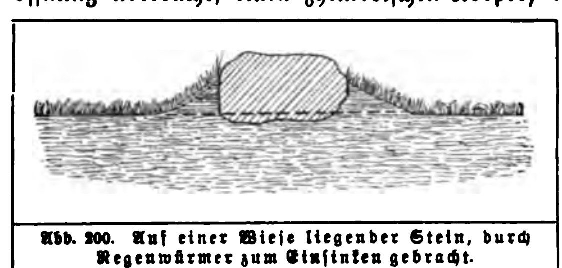


Abb. 199. Turmartige Exkrementhaufen von Perichaeta (?), einem tropischen Regenwurm. Aus dem botanischen Garten in Calcutta. Nat. Größe. Nach Darwin.

Diese Fauna wird noch reicher und um viele Insektenlarven und niedere Insekten (Lepismatiden, Poduriden, Campodeiden) vermehrt, wenn die sich zersetzenden organischen Substanzen mit anorganischem Material gemischt sog. Humus bilden. Das ist das Wohnelement der formenreichen Klasse der Regenwürmer.

Die Erde, in der Regenwürmer vorkommen, bezeichnet man in der Regel als Modererde; in ihr sind neben mineralischen Bestandteilen größere, deutlich erkennbare Pflanzenteile vorhanden, welche in Zersetzung begriffen sind. Solche Modererde wandelt sich allmählich in eine vollkommen durchmischte Masse von organischer Mullerde um: Humus, der aus einer gleichmäßigen Zersetzung der organischen Bestandteile des Bodens entstanden ist und mit Mineralerde in wechselndem Verhältnis vermischt ist. Die Vermischung der Bestandteile, soweit sie nicht durch den Menschen beim Pflügen z. B. vorgenommen wird, besorgen Tiere. Und zwar sind es Hamster und andere kleine Nager, Maulwürfe und ähnlich lebende Insektivoren, Insekten und Insektenlarven, Tausendfüßler und Landasseln,

auch Protozoen, welche den Boden nach allen Richtungen durchwühlen. Ihre Tätigkeit spielt aber insgesamt eine ganz geringe Rolle, wenn wir sie mit der Leistung der Regenwürmer vergleichen. Es gibt in den verschiedenen Gegenden der Erde, von Grönland bis zur Antarktis und in allen dazwischen gelegenen tropischen und gemäßigten Gebieten, eine große Anzahl von Regenwurmarten, die sich äußerlich sehr ähnlich sehen, wenn sie auch im inneren Bau bisweilen sehr voneinander abweichen. Manche sind nicht einmal einen Zentimeter lang, andere erreichen eine Länge von 1—2 Metern; solche haben auch einen Durchmesser von mehreren Zentimetern. Sie alle haben ein spitzes Kopfende, welches die Mundöffnung überdacht, einen zylindrischen Körper, der aus vielen Segmenten gebildet ist und der durch abwechselnde Kontraktion und Ausdehnung der einzelnen Regionen bewegt wird. Als Widerlager bei den Bewegungen dienen die Borsten, welche je nach der Bewegungsrichtung umgelegt werden können und sich den umgebenden Erdpartikeln anstemmen (vgl. Bd. I, S. 181). So fressen sie sich durch die Erde durch, welche in großen Massen ihren Darm passiert, wobei sie die brauchbaren organischen Substanzen verarbeiten.


Abb. 200. Auf einer Wiese liegender Stein, durch Regenwürmer zum Einsinken gebracht. Nach Darwin.

Jeder Regenwurm bewohnt eine Wohnröhre, von der aus er Wanderungen durch die umgebenden Teile des Erdbodens unternimmt. Außer der Erde, die er frißt, verwendet er zur Nahrung alle möglichen tierischen und pflanzlichen Stoffe, die er an der Oberfläche der Erde in der Nähe seines Lochs findet. Er ist ein nächtliches Tier, lichtscheu und schreckhaft und verläßt die unmittelbare Umgebung seiner Röhre nicht, bleibt sogar mit dem Schwanz in ihr verhakt. Er zieht in die Röhre dünne Blätter und Stengel, Aas u. dgl. hinein und trägt so zur Anreicherung organischer Substanz im Boden in hohem Maße bei (vgl. hierzu auch Bd. I, S. 282). Wenn er seinen Darm entleert, so sucht er die Oberfläche des Erdbodens auf und legt sein Kothäufchen in der Nähe des Ausgangs seiner Wohnröhre oder in ihrer Mündung ab. Zu diesem Zweck muß er sich in seiner Wohnröhre umdrehen, da er das Hinterende vorstreckt. Seine Wohnkammer am unteren Ende der Röhre ist erweitert und vielfach mit Steinchen u. dgl. ausgelegt. Da die Würmer das Durchfressen durch den Boden als Fortbewegungsmethode benützen, so verschlucken sie auch Erde, welche gar keine oder nur minimale Quantitäten ausnützbarer Substanzen enthält. Darwin, dem wir die wichtigsten Untersuchungen über ihre Lebensweise verdanken, hat festgestellt, daß sie reinen Sand, reine Kreide, Ziegel- und Quarzstückchen usw. nicht selten aus tiefer liegenden Schichten heraufschaffen und über dem Humus ablagern. Welch große Massen die Würmer durch ihren Darm wandern lassen, geht schon daraus hervor, daß an vielen Orten jeden Morgen massenhaft neue Exkrementhäufchen zu finden sind, die sie während der Nacht produziert haben. Die Röhren der Würmer sind auch mit kleinen Kotballen ausgekleidet; sie verlaufen meist in oberflächlichen Schichten des Bodens. Doch steigen die Würmer bei großer Kälte oder Dürre auf 2—3 m Tiefe hinab.

Die Exkremente, die sie an der Oberfläche entleeren, sind durch Sekrete der Darmwände zusammengebacken und halten beim Trocknen fest zusammen. Die Formen der Exkrementhäufchen sind uns ja allen wohlbekannt, man kann sie so oft auf Blumentöpfen, in Gärten, Wäldern und auf Wiesen beobachten. Die großen Regenwürmer der Tropen, z. B. Arten der Gattung Perichaeta, fabrizieren oft an der Mündung ihrer Wohnröhren ganze Türm-

chen von beträchtlicher Höhe, welche durch wiederholte Ablagen des Kotes entstehen (vgl. Abb. 199). Sie bestehen aus geradezu gesiebter, feiner Substanz, und wenn sie durch Wind und Regen zerstört werden, entsteht eine Lage von ganz feiner Erde. Welch enorme Tätigkeit bei der Umbildung der Erdoberfläche die Regenwürmer infolge ihrer Ernährungsmethode entfalten, geht aus einer Reihe von Beobachtungen Darwins klar hervor. Hensen schon hatte berechnet, daß auf ein Hektar Gartenland etwa 133000 Regenwürmer kommen, Darwin gelangte für Weideland zu einer naturgemäß geringeren Zahl: 67215. Jedenfalls handelt es sich um sehr große Zahlen, die ein oberflächlicher Beobachter nicht erwarten würde. Die von Hensen berechnete Menge von Würmern würde etwa 266 Pfund wiegen. An einer Wohnröhre finden sich Exkremente im Gewicht von bis zu einem Viertel Pfund. Nach sorgfältigen Beobachtungen Darwins und seiner Mitarbeiter würden die Regenwürmer auf verschiedenen Böden jährlich auf einem Hektar eine Erdmasse von 17,5 bis 45 Tonnen Gewicht an die Oberfläche befördern. In zehn Jahren würde auf diese Weise eine gleichmäßige Schicht von 1½ bis 4½ cm Dicke über der alten Oberfläche sich ausbreiten.

Da die heraufgebrachte und mechanisch und chemisch durchgearbeitete Erdmasse das beste Humusmaterial darstellt, in welchem die Pflanzen vorzüglich wachsen, so müssen wir Darwin vollkommen recht geben, wenn er betont, welch enorm wichtige Rolle bei der Entstehung der Ackererde den Regenwürmern zukommt. Sie bereiten den Boden, in welchem die Wiesen, Wälder, Äcker und Felder sowie die Gärten gedeihen, und so sind sie von einer sehr großen Bedeutung für eine selbst in geologischen Erscheinungen sich bemerkbar machenden Veränderung der Erdoberfläche.

Ja, durch ihre Tätigkeit versinken Zeugen der Vergangenheit unter die Erdoberfläche. Gegenstände, welche auf einem von Regenwürmern durchwühlten Erdreich liegen, verschwinden allmählich in diesem. Darwin konnte zeigen, daß auf einem Acker ausgestreuter roter Sand in ganz gleichmäßiger Lage und Anordnung in sieben Jahren etwa 5 cm tief in die schwarze Ackererde hinabgetaucht war. Mergel war in 28 Jahren 25—28 cm tief gesunken. Dies gleichmäßige Versinken erklärt sich dadurch, daß die Regenwürmer immer unterhalb das Erdreich abtragen und es an der Oberfläche wieder ausbreiten. So sinken vor allem Steine und schwere Gegenstände langsam und gleichmäßig infolge ihrer Tätigkeit hinab (Abb. 200). Und zwar versinken große und dicke Steine auffälligerweise viel langsamer als kleine und flache. Unter letzteren sammeln sich infolge der von ihnen aufgefangenen und nach unten ausgestrahlten Sonnenwärme viele Regenwürmer an, die immer am Rand Erde in ihren Exkrementen in Form von Wällen aufhäufen, die sie unter dem Stein weggegraben haben. Unter ihm fallen die Wurmröhren zusammen, während oben die Erde allmählich den Stein bedeckt. Unter mächtigen Steinen, unter denen die Erde trocken und kühl bleibt, sammeln sich aber keine Regenwürmer an, und so sinken sie kaum in den Boden ein. Reste von alten Bauten, antike Straßenpflaster, Mosaikfußböden zerstörter Villen sind so, ohne zerbrochen oder in Unordnung gebracht zu werden, im Lauf der Jahrhunderte durch die Würmer fußtief unter die Erde versenkt worden. Und unter unseren Augen können wir Ziegelsteine, Scherben u. dgl. verschwinden sehen, welche die bei Tag unsichtbaren Minierer in unheimlicher Geschäftigkeit in den Boden einwühlen.

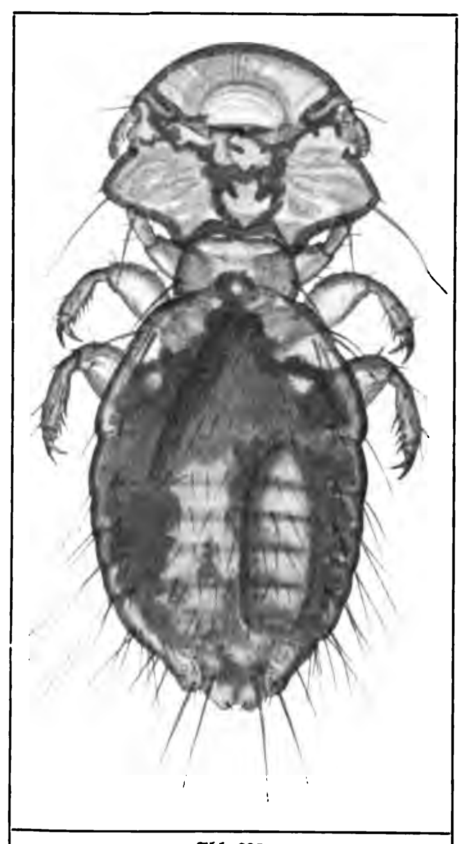
12. Ernährungssonderlinge.

Sehr eigenartige Ernährungssonderlinge finden wir unter den Insekten, und zwar besonders unter den Raupen der Kleinschmetterlinge, die ja überhaupt manche Fälle bemerkenswerten Spezialistentums hervorgebracht haben. Jedermann kennt die unangenehmen und


Abb. 201. Eier von Federlingen an einer Feder. Nach Kraepelin.

schädlichen Pelzmotten. Es sind dies einige Arten von Kleinschmetterlingen, die ihre Eier an Gegenständen ablegen, welche aus Tierhaaren verfertigt sind. Es ist also Keratin, Hornsubstanz, welche sie fressen, und welche ihnen zur Erhaltung ihres Lebens genügt. Sitowsky hat einige Versuche an den Larven von Tineola biseliella ausgeführt, welche aber die Fragen, zu denen man durch diese merkwürdigen Tiere angeregt wird, nicht entschieden haben. Die Tiere fressen Wollfäden, vermeiden aber Baumwolle. Die Wolle wandert langsam durch den Darm der Larven; im Anfangsteil des Darms ist die Reaktion alkalisch, im Enddarm sauer. Ob aber, wie Sitowski vermutet, ein Enzym ausgeschieden wird, welches das Keratin in Albumosen umsetzt, hat er nicht genauer untersucht und entschieden. Stärke scheint im Darm der Larven gar nicht angegriffen zu werden.

Unter den Motten, deren Raupen Pelzwerk, wollene Stoffe, Polstermöbel u. dgl. befallen, sei außer der erwähnten Tineola biseliella Zll., Tinea pelionella L. die gewöhnliche Kleidermotte und T. tapezella L. die Tapetenmotte hervorgehoben. Sie alle fressen nicht nur die Wollfasern, sondern spinnen sie auch mit Hilfe ihrer Spinndrüsen zu Röhren zusammen, in denen sie wohnen, auch überwintern, um erst im Frühjahr sich zu verpuppen. In Wollstoffe fressen sie oft Gänge und Löcher und werden dadurch sehr lästig.


Abb. 202. Mallophage, Federlaus Philopterus sp. von einem Mauersegler. Vergr. ca. 20mal. Orig. nach Präparat.

Daß aber das schwer angreifbare Keratin für den Stoffwechsel von Tieren genügen muß, geht daraus hervor, daß nicht wenige Tierarten an seine Ausnutzung angepaßt sind. So finden wir — meist in den Darstellungen der Tierbiologie unter den Parasiten angeführt — auf der Haut von Vögeln und Säugetieren die sogenannten Federlinge und Haarlinge. Es sind dies kleine und flügellose Insekten, welche zur Gruppe der Mallophagen oder Pelzfresser zusammengefaßt werden. Sie sehen fast wie Läuse aus, da sie mit ähnlichen Klammerhaken und Klauen versehen sind, um sich an der Hautbekleidung ihrer Wirte festzuhalten. Manche von ihnen sind zu der ausgiebigeren, am Orte ihres Aufenthaltes sich leicht darbietenden Ernährung durch Blutsaugen übergegangen. Viele aber fressen die Haare und Federn, besonders die jung aus der Haut hervorsprossenden; bei den auf unseren Singvögeln häufigen Arten der Gattung Philopterus (Abb. 202) kann man leicht im Magen in Mengen die abgebissenen Stückchen der Federstrahlen nachweisen.

Es wäre merkwürdig, wenn die großen Keratinmassen an den Hufen der Huftiere und Hörnern

der Horntiere nicht auch ihre Liebhaber hätten. Speziell aus Afrika sind Motten bekannt geworden, welche offenbar in kurzer Zeit den Gehörnen von Antilopen und Rindern gewaltig zusetzen können. Sie greifen aber natürlich nur die am Boden liegenden Gehörne toter Tiere an, wie das in Abb. 203 ersichtlich ist, welche ein in der ostafrikanischen Steppe gefundenes Gehörn zeigt. Die Art, welche in Äquatorialafrika hauptsächlich in Betracht kommt, ist Tinea vastella.



Abb. 203.
Gehörn einer Antilope mit Fraßspuren und Puppenkokons der Motte Tinea vastella.
Orig.-Photographie nach Exemplar in der zool. Staatssamml., München, aus britisch Ost-Afrika. Verkl. ca. $^1/_{10}$.

Noch merkwürdiger ist die Ernährungsweise der Wachsmotten (Galleria melonella L. in Bienenstöcken, G. colonella L. in Hummelnestern), welche zu ihrer Ernährung Wachs brauchen. Wachs ist eine stickstofffreie Verbindung, welche für andere Tiere gänzlich unverdaulich ist. Versuche haben gezeigt, daß die Wachsmottenlarven denn auch nicht von Wachs allein zu leben vermögen. Sie müssen ihren Bedarf an stickstoffhaltigen Substanzen auf andere Weise decken. So findet man sie hauptsächlich in solchen Teilen der Immenbauten, welche Pollen, alte Larvenhäute u. dgl. enthalten. In der Not nehmen sie auch Teile von Holz, Papier und fressen sich untereinander. Doch bedürfen sie des Wachses unter allen Umständen; ihre Exkremente enthalten noch ziemlich viel Wachs, da sie nur einen Teil des aufgenommenen zu verarbeiten vermögen. Daher sieht man sie bisweilen auch die eigenen Exkremente fressen. Sie verderben die Bienenwaben sehr durch ihre langen Gänge, welche sie mitten durch die Zellen hindurchführen und mit Seide umspinnen.

Ebenfalls Besonderheiten muß die Ernährung von Insekten aufweisen, deren Larven in Fett leben, wie die der Fettschabe (Aglossa pinguinalis L.). Die Larve dieser Motte lebt in Butter, Schmalz, Fett, Talg, auch im Fett von Leichen (vgl. S. 255). Ob sie noch andere Substanzen aufnehmen muß und wie ihr Stoffwechsel sich verhält, ist nicht genauer untersucht.

13. Aasfresser und Leichenwürmer.

Bei der Besprechung der Sand-, Schlamm- und Humusbewohner haben wir schon hervorgehoben, daß das Nährmaterial, welches jene Tiere dort aufsuchten, hauptsächlich die Reste von abgestorbenen Tier- und Pflanzenkörpern sind. Ja nicht selten handelt es sich um größere Tierkörper. So leitet uns denn die Lebensweise jener Tiere direkt zur Betrachtung der Aas-



Abb. 204. Gänsegeier Vultur fulvus Gm. Verkl. ca. 1/10. Orig.-Photographie nach Exemplar der Münchner zool. Staatssammlung.

fresser über. Dieselben sind im Tierreich sehr weit verbreitet. Sehr viele Tiere, welche im allgemeinen vom Raub leben, nehmen auch gelegentlich Aas. Doch gibt es da die mannigfaltigsten Abstufungen. Während manche der höchststehenden unter den räuberischen Tieren eher verhungern, als daß sie ein totes Tier annehmen, gibt es viele, die nicht nur Stücke von frisch getöteten Tieren mit Begierde fressen, sondern sich sogar gelegentlich auch an Fleisch heranmachen, welches schon in Fäulnis überzugehen beginnt. Diejenigen Formen nun, welche als Spezialisten das in Fäulnis übergehende Fleisch anderer Tiere als Nahrung bevorzugen, bezeichnen wir als Aasfresser im engeren Sinne. Die Mehrzahl von ihnen ist mit Raubtieren nahe verwandt und von solchen abzuleiten. Offenbar ist dasjenige, was sie an das faulende Fleisch heranlockt, ein Reiz, den dasselbe auf ihren Geruchssinn ausübt. Doch werden wir gleich sehen, daß es sehr schwer ist, über diesen Punkt genauere Angaben zu machen.

Während unsere größeren Raubtiere, die in der Regel nur ein frisch getötetes Tier als Nahrung schätzen, gelegentlich und vor allem in der Gefangenschaft, Fleisch, auch wenn es nicht mehr absolut frisch ist, als Nahrung annehmen, gibt es Formen, welche in ganz ausgesprochener Weise das Aas bevorzugen. Das gilt z. B. für Hyänen und Schakale. Besonders die ersteren werden durch einen ausgezeichneten Geruchssinn oft von weit her zum Aas gelockt, und es ist eine bekannte Tatsache, daß sie häufig begrabene Leichen aus der Erde wühlen. Im allgemeinen ernähren sie sich von gefallenen Tieren und von den Resten, welche die größeren Räuber von ihrer Mahlzeit übriglassen.

Es gibt viele Schilderungen, aus denen hervorgeht, daß die Aasfresser den großen Raubtieren bei der Jagd folgen, um dann, wenn Tiger, Leoparde oder Löwe sich gesättigt haben, über den Rest der Mahlzeit herzufallen. Die Hyänen sind durch ausgezeichnete Kauwerkzeuge in den Stand gesetzt, ihre ekle Mahlzeit in einem weitgehenden Maße auszunützen. Sie besitzen ein ganz fürchterliches Gebiß. Der Hyänenkiefer mit seinen gewaltigen Zähnen und seiner enormen Muskulatur ist in der Wirkung stärker als derjenige des Löwen. Mit ihm vermag die Hyäne mit Leichtigkeit die stärksten Knochen zu zerknacken.

Auch unter den Vögeln sind die wichtigsten Gruppen der Aasfresser von räuberischen Formen abzuleiten. Es sind dies die Geier unter den Raubvögeln und die Marabus unter

den storchähnlichen Vögeln. Auch diese beiden Gruppen von Aasfressern sind in ihren Schnäbeln mit gewaltigen Kauwerkzeugen ausgerüstet. Sie dienen allerdings wesentlich dazu, die Nahrung rasch und hastig in große Brocken zu zerreißen, um sie hinabzuwürgen. Nichts ist ekelhafter als der Anblick eines großen Fluges von Geiern und Marabus, die sich über ein gefallenes Großwild hergemacht haben. Sofort beginnen sie die Bauchhöhle aufzureißen und die Eingeweide auseinanderzuzerren, flatternd und schreiend machen sie sich die Beute streitig, indem sie im Blut wühlen und das saftige Gewebe nach allen Seiten umherspritzen. Marabus wie Geier zeigen nun in übereinstimmender Weise eine eigenartige Anpassung an ihre Ernährungsweise. Sie besitzen vielfach nackte Hälse, und das übrige Gefieder des Körpers ist von den nackten Stellen durch eine Krause von festen, struppigen Federn getrennt. Auch sind vielfach ihre Beine bis hoch hinauf von Federn frei. So können sie denn unbekümmert in dem schmierigen Brei wühlen, in den ein oft aus weiter Ferne wohl mit Hilfe der Augen von ihnen entdeckter Kadaver schon übergegangen ist, ohne bei der Arbeit ihr Gefieder allzusehr zu beschmutzen.



Abb. 205. Marabu, Kropf- oder Aasstorch. Leptoptilus sp.
Photographie nach dem Leben.
Exemplar aus zoologischem Garten.

Auch unter den niederen Tieren gibt es eine Menge von Aasfressern. Im Meer wie im Süßwasser bilden tote Tierkörper einen Versammlungspunkt für Strudelwürmer. Will man unsere einheimischen Planarien in größeren Mengen fangen, so braucht man nur in einen Bach einen toten Frosch hineinzulegen, und man kann sicher sein, innerhalb 24 Stunden Hunderte von Planarien von verschiedenen Arten versammelt zu sehen.

Den Aasfressern möchte ich auch die **Krebsegel** (Astacobdella, Histriobdella, Polia) anschließen, zu den Hirudineen gehörige Würmer, welche man stets nur am Abdomen von höheren Krebsen findet; hier fressen sie aus den Eierbündeln, welche an den Hinterleibsbeinen hängen, die abgestorbenen Exemplare heraus.

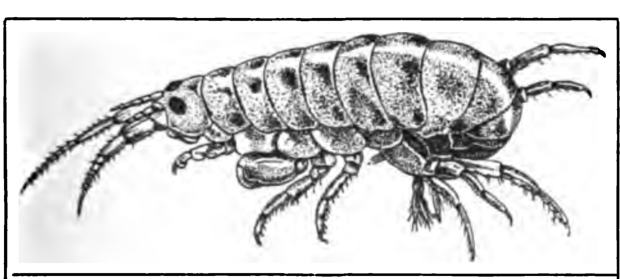


Abb. 206. Orchestia gammarellus ♂.
Nat. Gr. 15 mm.
Nach Della Valle. Aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.

Unter den marinen Krebsen sind nicht nur viele Amphipoden (z. B. die Orchestiaarten vgl. Abb. 206) und Isopoden, sondern sogar ein

sehr großer Teil der höchsten Krebse, der Dekapoden, Aasfresser. Es gelingt mit Leichtigkeit, große Mengen von Garneelen und Krabben in Reusen zu fangen, wenn man tote Fische oder Fleischstücke als Köder anwendet. Auch viele Schnecken sind eifrige Aasvertilger. Unter ihnen sind im Süßwasser vor allen Dingen die großen Ampullarien der heißen Länder zu nennen und von den Bewohnern unserer Meeresküsten die Arten der Gattungen Buccinum, Purpura und Nassa. Letztere wird sogar direkt als der Reiniger der Meeresküste bezeichnet, da sie ähnlich wie die Geier der Tropen vielfach geradezu als Sanitätspolizei wirksam ist.

Unter den Insekten gibt es eine große Reihe von Arten, die in einer oft sehr auffälligen Weise an die Aasnahrung angepaßt sind. Daß der Geruch faulender Substanz es ist, was sie anzieht, geht daraus hervor, daß viele von ihnen, wie die Totengräberarten, auch durch faulende Pilze oder, wie manche Kurzdecker unter den Käfern und viele Fliegen, durch Kot angelockt werden.

Ganz besonders interessant ist die Lebensweise der sogenannten Totengräber, der Arten aus der Gattung Necrophorus und ihrer nächsten Verwandten. Die kleinen Käfer versammeln sich oft zu vielen Dutzenden an einem Aas, also z. B. in unsern Wäldern an der Leiche



Abb. 207. Aaskäfer beim Vergraben einer Maus.
Links und unter der Maus Necrophorus vespillo L. Totengräber. Rechts und auf der Maus Aaskäfer Silpha thoracica L.
Verkl. 1/2. Orig. nach dem Leben

eines Vogels, einer Maus oder eines Maulwurfes. Die Leiche soll hauptsächlich ihrer Nachkommenschaft als Nahrung dienen. Sie legen an dieselbe ihre Eier ab, und indem sie allmählich von unten her die Erde weggraben und wegwühlen, veranlassen sie ihr Versinken im Erdboden. So sind sie also wirklich Totengräber, indem sie die Nahrung ihrer Larven an einen Ort schaffen, an welchem dieselben sich ungestört entwickeln können.

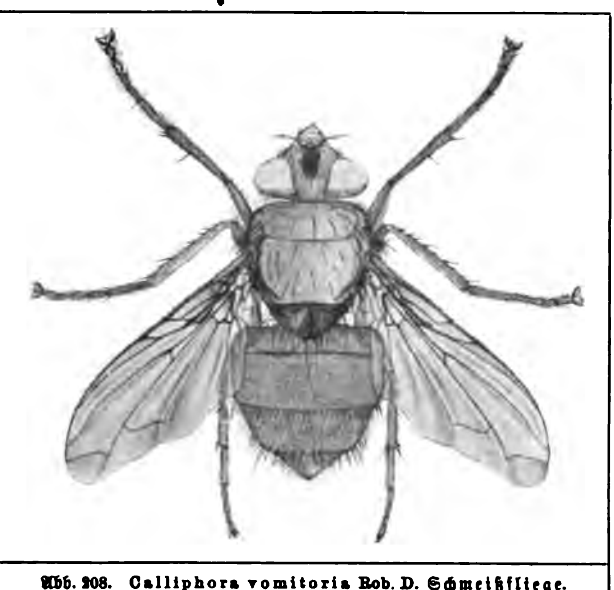


Abb. 208. Calliphora vomitoria Rob. D. Schmeißfliege. Orig. nach der Natur. Vergr. 8 mal.

Etwas anderer Art, aber ebenfalls sehr eigenartig, ist die Anpassung, welche die Aasfliegen, die sogenannten Brummer, Fleisch- oder Schmeißfliegen (Calliphora vomitoria Rob. D.) für die Ernährung ihrer Larven ausgebildet haben. Es ist ja bekannt, daß diese Fliegen von weither den Geruch von Fleisch wahrnehmen. Wenn sie an das gewitterte Stück gelangt sind, so legen sie auf demselben ihre Larven in einem schon sehr weit entwickelten Zustand ab, und so sind wir oft sehr überrascht, an Fleisch, welches noch vor 24 Stunden frisch und unberührt schien, eine Menge von verhältnismäßig großen Würmern, d. h. Maden der Fliege, zu finden. Ein Weibchen kann etwa 300 Eier ablegen, und die ganze Entwicklung verläuft in ungefähr 4 Wochen.

Es ist oft angegeben worden, daß von Maden befallenes Fleisch besonders rasch fault, und es wurde dies teils auf mit dem Ei im Interesse der Larven vom Muttertier abgegebene Fermente, teils auf die Wirkung der Larven selbst zurückgeführt. Was wir bisher von diesen Zusammenhängen wissen, ist folgendes.

Die Maden der Aasfliegen sind mit mächtigen Speicheldrüsen versehen, welche wahrscheinlich mit ihrem Sekret eine Verdauung schon außerhalb des Madenkörpers einleiten. Jedenfalls ist sicher, daß von Maden bewohntes Fleisch (und ebenso Eiweiß) sich rasch verflüssigt und in Zersetzung übergeht. An dieser Auflösung hat wahrscheinlich das Speicheldrüsensekret der Fliegenlarven einen Anteil; ob er aber sehr wesentlich ist, läßt sich schwer entscheiden, da auf dem Fleisch eine reichliche Bakterienfauna sich entwickelt, die vor allem die Verflüssigung bewirken mag. Jedenfalls geht von Maden befallenes Fleisch so viel rascher in Fäulnis über als unberührtes, da die Maden beim Herumkriechen auf dem Fleisch Bakterien verbreiten und, indem sie Speicheldrüsensekret und vielleicht auch Mitteldarminhalt erbrechen, mögen sie nicht nur deren proteolytische Wirkung, sondern auch die der rasch sich vermehrenden Bakterien auf dem Fleisch ausstreuen. Eine ebenso unappetitliche Lebensweise wie die Larven der Schmeißfliege führen diejenigen der Käsefliege (Pyophila), die sogenannten Käsemaden (vgl. S. 255). Auch sie sind glänzend weiß und glatt und kommen oft in Massen in sehr faulem Käse vor. Dort fallen sie durch ihre merkwürdige Bewegungsweise auf, da sie sich in eigenartiger Weise auf den Kopf stellen, ihren Körper zu einem Kreis zusammenkrümmen und sich dann weit fortschnellen können. Sie kommen übrigens

auch an faulendem Fleisch und in Menschenkot vor. Einige dieser Formen haben die Neigung, auch noch im Sterben begriffene kränkelnde Tiere oder wunde eiternde Flächen bei solchen oder bei Menschen aufzusuchen und dort ihre Eier abzulegen. Wir werden später bei Besprechung der Parasiten (S. 283) Gelegenheit haben, derartige Fälle zu erwähnen.

An dieser Stelle müssen wir noch auf eine Anzahl von Tieren kurz eingehen, welche für uns Menschen von besonderem Interesse sind. Das sind die Leichenwürmer und anderen Tiere, welche dazu beitragen, den Zersetzungsprozeß der beerdigten Körper zu beschleunigen. Außer den unten (S. 257) behandelten Nematoden und gelegentlich vorkommenden Regenwürmern sind es Larven von Insekten, welche von den Laien als Leichen„würmer" bezeichnet werden. Es sind vielfach die nämlichen Arten, welche in der freien Natur die Kadaver aller möglichen Tiere und andere in Zersetzung begriffene organische Substanzen befallen. Aber dort ist ihre Lebensweise oft viel weniger genau untersucht als an den uns mehr interessierenden menschlichen Leichen.

Wenn Leichen von größeren Tieren oder von Menschen im Freien liegen und allmählich in Verwesung übergehen, so treten an ihnen eine Anzahl von verschiedenartigen Tieren auf, welche sich von den Substanzen des Körpers ernähren. Es sind ganz bestimmte Arten, und sie treten in einer ganz bestimmten Reihenfolge an den Leichen auf. Diese Reihenfolge ist keine zufällige, sondern hängt von dem Zustand ab, in welchem die Leiche sich gerade befindet. Ja, die Reihenfolge ist infolge der ernährungsbiologischen Bedingungen so gesetzmäßig festgelegt, daß man nach den jeweils vorhandenen Arten die Dauer bestimmen kann, die seit dem Tode des betreffenden Individuums verflossen ist. Es wird auch von dieser Tatsache zu gerichtlichen Zwecken Gebrauch gemacht.

Die eigentliche Ursache, welche das Vorhandensein bestimmter Aasfresser in den Leichen bedingt, beruht auf dem Grade der Zersetzung, den die organischen Bestandteile des Körpers erreicht haben. Diese Zersetzung wird durch Bakterien hervorgerufen, welche ebenfalls in einer gesetzmäßigen Reihenfolge nacheinander in der Leiche sich entwickeln. Je nach dem Zustande, in den die Leiche durch die Bakterien gebracht worden ist, strömt sie Gase aus, welche einen oft penetranten Geruch verbreiten, und welche eine anziehende Wirkung auf die verschiedenen aasbewohnenden Tiere ausüben. Ja, merkwürdigerweise scheinen manche von ihnen durch ihr Geruchsvermögen in den Stand gesetzt zu sein, Tieren oder Menschen anzumerken, ob sie wohl bald sterben werden. Dann pflegen sie hartnäckig seinen Körper und besonders dessen natürliche Öffnungen, Mund, Nasenlöcher, Augen usw. zu umschwärmen. Sofort nach dem Tod, ja selbst, wie gesagt, manchmal vor demselben, zeigen sich an den Körpern einige Arten von Fliegen. Es sind dies Formen wie unsere Stubenfliege (Musca domestica L.) und vor allem die Arten der Gattung Curtoneura, z. B. C. stabulans (Meig.), eine graue Fliege von 8—9 mm Länge, die man oft in Ställen, in der Nähe von Tierweiden, Misthaufen u. dgl. findet, welche wie die Stubenfliege auch vielfach in tierischem Kot sich entwickelt. Ihnen schließen sich die vorher schon erwähnten Schmeißfliegen (Calliphora vomitoria Rob. D.) an, denen nicht selten auf dem Fuße Anthomyia-Arten folgen. Sie legen in ungeheuren Mengen, oft zu vielen Tausenden, ihre Eier an der Oberfläche der Leiche ab; sehr rasch entwickeln sich aus ihnen die Larven, die in etwa acht Tagen, von dem Fleisch der Leiche genährt, ihre volle Größe erreichen, um sich dann in Form von kleinen braunen Tönnchen an der Außenseite der Leichen zu verpuppen. Die zweite Gruppe besteht aus denjenigen Formen, welche herbeikommen, sowie der erste Leichengeruch sich auch für uns bemerklich macht. Es sind dies die Arten der Gattung Lucilia und Sarcophaga. Die erstere enthält in der schönen, metallisch blauen Lucilia caesar Rob. D. eine

jedermann bekannte häufige Form. Sarcophaga carnaria Meig. und einige ihr ähnliche Arten der gleichen Gattung sind durch charakteristische, quadratische, hellere und dunklere, metallisch graue Flecken auf dem Hinterleib ausgezeichnet. Die Weibchen dieser Gattung sind lebendig gebärend, und die Mengen der rasch heranwachsenden Larven, die ein solches Weibchen auf den Leichen absetzt, geht oft hoch in die Tausende. Ganz mit Recht hat Linné mit Bezug auf diese Tatsache gesagt, daß eine Leiche von drei Fliegen ebenso schnell aufgezehrt wird als von einem Löwen.



Abb. 209. Dermestes lardarius Speckkäfer. Vergr. 5mal. Orig. nach der Natur.

Die dritte Phase ist charakterisiert durch das Auftreten einer Anzahl von Käfern und Motten, deren Larven sich hauptsächlich von dem Fett der Leichen ernähren, und welche von dem ranzigen Geruch angezogen werden, den die eingetretene Buttersäuregärung veranlaßt. Unter ihnen sind die Speckkäfer aus der Gattung Dermestes, z. B. D. lardarius (Abb. 209), hervorzuheben. Die Larven dieser Käfer sind merkwürdig lang behaart. Die in diesem Stadium auftretenden Mottenraupen sind auf die Gattung Aglossa zurückzuführen, welche zur Kleinschmetterlingsfamilie der Pyraliden gehören. Aglossa pinguinalis ist ein ausgesprochener Fettfresser (vgl. S. 249), der sich mit den Speckkäfern vor allen Dingen an Leichen findet, welche an der Luft zu mumifizieren beginnen.

Die vierte Etappe der Fäulnis, gekennzeichnet durch die Käsegärung der Eiweißstoffe, zieht die nämlichen Tiere an, welche auch in faulendem Käse vorkommen, also die Käsefliegen (Pyophila casei und P. petasionis Duf.). Mit ihnen gleichzeitig findet man die bizarren Larven von Anthomyiden mit ihren seltsamen Fortsätzen, sowie einige kleine Käfer aus der Familie der Kleriden, Corynetes (Necrobia) caeruleus, ruficollis, violaceus, rufipes. Nun schließt eine ammoniakalische Gärung an, welche von einer Verflüssigung der schwärzlich sich verfärbenden Körpersubstanzen begleitet ist. Durch sie werden die Insekten der fünften Gruppe angezogen. Es sind dies kleine Fliegen aus den Gattungen Tyreophora, Lonchea, Ophyra und Phora. Wir wollen von ihnen folgende Arten besonders hervorheben: Tyreophora cynophila, welche besonders an Hundekadavern vorkommt, Ophyra cadaverina und Phora aterrima Die Larve der letzteren kommt oft in Myriaden an Leichen vor, die etwa seit zwei Jahren in der Erde begraben liegen. Zur gleichen Zeit wie diese kleinen Fliegen treten an den Leichen die Käfer aus der Familie der Silphiden, und zwar die Formen aus den Gat-

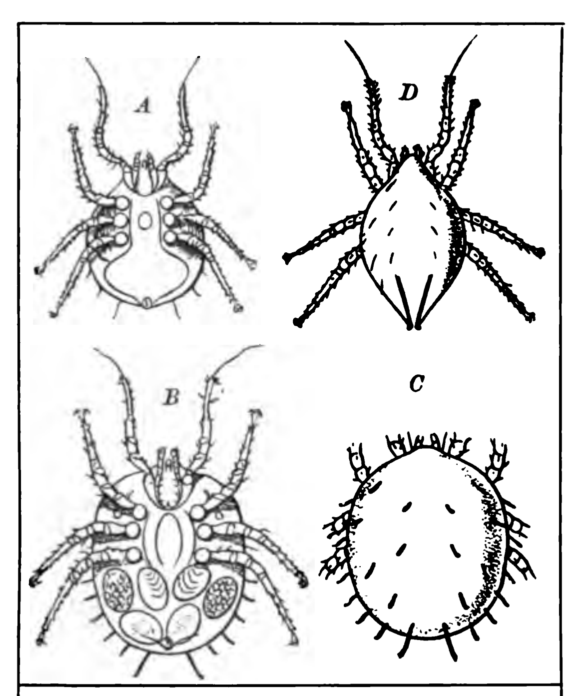


Abb. 210. Leichenmilbe Trachynotus cadaverinus Mégn. *A* Männchen von unten; *B* Weibchen von unten; *C* Weibchen, Körper von oben; *D* Nymphe von oben. Vergr. 25mal. Nach Mégnin.

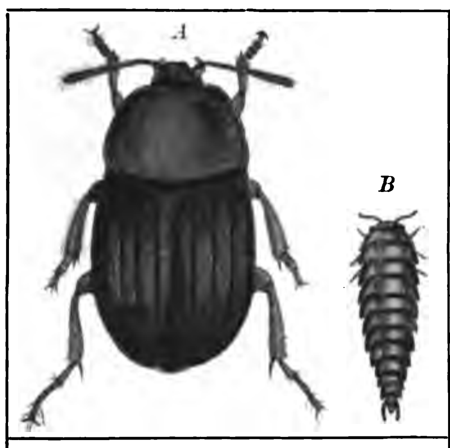


Abb. 211. Silpha obscura.
A Imago, Vergr. 3mal; B Larve, nat. Größe.
Orig. nach der Natur.

tungen Necrophorus, Silpha, Hister und Saprinus auf.

Die sechste Gruppe bilden Tiere, welche die Leichen der letzten feuchten Substanzen berauben, welche noch im Körper vorhanden waren. Alles, was nun von Organischem an den Körpern zurückbleibt, ist ausgetrocknet und mumifiziert. Die Tiere dieser sechsten Gruppe gehören alle zu den Milben, und zwar findet man sie in allen Altersstadien. Übrigens treten sie auch manchmal in früheren Stadien der Leichenzersetzung auf, wie denn an den verschiedenen Teilen der Leiche verschiedene Phasen der Zersetzung und damit verschiedene Faunen sich zeigen können. Die Milben, welche wir in dieser Phase an den Leichen antreffen, gehören zu den Familien der Gamasiden, der Sarkoptiden und der Tyroglyphinen. Ich hebe von ihnen nur einige Arten hervor, nämlich Uropoda nummularia Mégnin, Trachynotus cadaverinus Mégnin (Abb. 210), Glyciphagus spinipes Ch. Rob. und von den vielen Arten der Gattung Tyroglyphus nur T. siro, die sonst als Käsemilbe bekannt ist.

Wenn die Leiche nur mehr trockene Bestandteile enthält, dann erscheinen an ihr eine Anzahl von Tierformen, die wir auch sonst nicht gerne in unseren Behausungen oder in deren Umgebung antreffen. Es sind das einige Käfer und Motten, deren Larven unsere Wollstoffe, Pelze, Felle und Naturaliensammlungen durch ihren Fraß oft erheblich schädigen. Hier kommen wiederum Arten der Gattung Aglossa in Betracht (A. cuprealis) ferner Tineola biselliella Ham. und vielleicht auch die gewöhnliche Pelzmotte, Tinea pellionella. Unter den Käfern ist Attagenus pellio und vor allen Dingen Anthrenus museorum (Abb. 212), der gefürchtete Museumskäfer, oft auch in großen Mengen zu finden.

Und nun kommen wir zu der letzten Gruppe, welche noch an Leichen etwa nach dreijährigem Aufenthalt im Freien sich gefunden hat. Es sind dies die Käfer Tenebrio obscurus und Ptinus brunneus, welche die letzten Fäserchen an den Knochen abnagen.

Bei denjenigen Leichen, welche regulär in Gräbern und Särgen begraben sind, finden wir ganz entsprechende Insekten und Insektenlarven. Doch ist die Zahl der vorkommenden Arten nicht so groß wie bei den im Freien der Zersetzung ausgesetzten Leichen. Auch hier handelt es sich hauptsächlich um Fliegen- und Käferlarven, denen sich später die Milben anschließen.

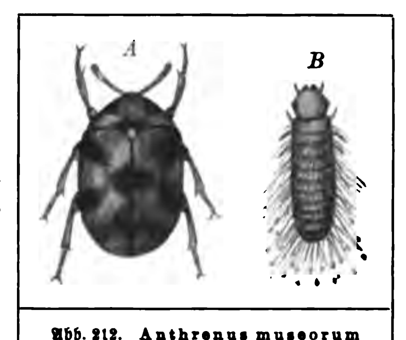


Abb. 212. Anthrenus museorum Kabinettskäfer.
A Imago, Vergr. 10mal; B Larve, Vergr. 6mal. Orig. nach der Natur.

Hervorzuheben sind vor allem Calliphora vomitoria, Curtoneura stabulans, Phora aterrima, ferner einige Käfer, die uns früher nicht begegnet waren, Rhizophagus parallelocollis und Philontus ebeninus. Es ist sehr merkwürdig, daß diese verschiedenen Tiere imstande sind, die oft in Tiefen von über zwei Metern vergrabenen Leichen zu erreichen. Ein Teil von ihnen mag ja wohl von den kurz nach dem Tode auf der Leiche abgelegten

Eiern herrühren, aber ein großer Teil der Leichenfresser muß doch erst nachträglich die Leiche aufgesucht haben.

Nach den Untersuchungen von Mégnin fanden sich an Leichen, die zwei Jahre in der Erde gelegen hatten, Puppenhüllen und Larven der verschiedenen obengenannten Insekten. Doch ließ der Entwicklungszustand erkennen, daß sie ihre Tätigkeit an der Leiche in einer bestimmten Reihenfolge angetreten hatten. Die Puppenhüllen der Calliphora und Curtoneura waren schon längst verlassen, nicht so lange die der Anthomyiden, die Phora waren aber erst kürzlich verpuppt und lagen in ihren Fäzes in ungeheuren Mengen auf der Oberfläche der Leichen. Die Käferlarven (Rhizophagus) waren noch in voller Tätigkeit.

Daraus, daß Calliphora, Curtoneura und Anthomyiden auf allen Leichen vorkommen, die im Sommer beerdigt werden, daß sie aber auf jenen fehlen, die im Winter ins Grab kamen, kann man schließen, daß ihre Eier abgelegt worden waren, solange die Leichen noch unbeerdigt waren. Die Larven von Phora und die Käfer, die sich auch auf den Winterleichen fanden, müssen aus Eiern hervorgegangen sein, die ihre Eltern, wohl durch den Verwesungsgeruch angezogen, an der Oberfläche der Erde abgelegt hatten. Die jungen Larven müssen sich nach dem Ausschlüpfen den Weg zu ihrer Nahrung gebahnt haben.

Die aus den Puppen ausschlüpfenden Imagozustände der Fliegen und Käfer sind übrigens durchaus befähigt, sich den Weg durch die Erde an die Oberfläche zu bahnen. Neuerdings ist das durch spezielle Experimente bestätigt worden, welche amerikanische Forscher angestellt haben, um die Ansteckungsgefahr zu erkennen, welche von vergrabenen Fäkalien von Menschen ausgeht, die an ansteckenden Krankheiten leiden. Sie stellten fest, daß Imagines von Sarcophaga, Ophrya und Musca domestica L. durch Sandschichten von 1—2 m sich durcharbeiten, nachdem sie ihre Metamorphose in den so tief vergrabenen Fäzes durchgemacht haben.

14. Kot- und Fäulnisbewohner. Saprozoen.

In allen faulenden Substanzen, welche in und auf dem Boden liegen, kommt schließlich noch eine Gruppe von Tieren vor, die wir wegen ihres großen biologischen Interesses wenigstens kurz erwähnen müssen. Es sind dies die fäulnisbewohnenden Fadenwürmer oder Nematoden, über deren Naturgeschichte wir neuerdings vor allem durch die vorzüglichen Arbeiten von Maupas unterrichtet worden sind. Wo ein Stück Fleisch, ein toter Körper im Boden fault, da werden von allen Seiten die im Boden vorhandenen Nematoden, vor allem Rhabditis-Arten, zu ihm herangelockt. In dem sich verflüssigenden Körper finden sie reichlich Ernährung, an dem Saft und den Trümmern desselben und vor allem an der reichlichen Flora von Bakterien und Pilzen, die hier zur Entwicklung kommen. Nach einiger Zeit nimmt aber die reichliche Ernährung ab. Der Körper des toten Tieres ist ausgelaugt, seine organischen Substanzen sind zersetzt, auch ist vielfach eine Austrocknung eingetreten. Dann beginnen jene kleinen Fadenwürmer, welche eine Größe von Bruchteilen eines Millimeters bis zu höchstens einigen Millimetern erreichen, sich zu enzystieren. Dies geschieht, indem die Tiere, welche sich ja während des Wachstums häuten, nach einer erfolgten Häutung in der alten Larvenhaut bleiben (Abb. 213 S. 259). Dort verharren sie in einem Starrezustand und vermögen lange der Austrocknung und dem Nahrungsmangel zu widerstehen. Sobald aber selbst in ziemlich großer Entfernung ein neuer Fäulnisherd sich bildet, erwachen sie unter dem Einfluß der bis zu ihnen dringenden ausgelaugten Stoffe aus dem Ruhezustand und bewegen sich durch die Erde zu der Quelle neuer Nahrung hin. Dort angelangt, wachsen sie heran und produzieren eine Menge von Nachkommenschaft. So geht das

eine Reihe von Generationen hindurch weiter, bis wieder Nahrungsmangel eintritt und das Leben der Art durch die enzystierten Larven gesichert wird. Dieses periodische Aufblühen der Art, welches mit Dauer- und Ruhezuständen abwechselt, erinnert sehr an die biologischen Verhältnisse, wie wir sie bei Bewohnern kleiner austrocknender Süßwassertümpel finden. Und so ist es denn auch nicht erstaunlich, daß die Fortpflanzungsverhältnisse der fäulnisbewohnenden Nematoden in mancher Beziehung sehr an diejenigen der Daphniden und anderer Tümpelbewohner erinnern. Auch bei unseren Nematoden kommen parthenogenetische Entwicklung und Wechsel von Parthenogenese mit geschlechtlicher Fortpflanzung vor.

Wir haben schon oben erwähnt, daß viele der Formen, welche sich von toten Tierkörpern ernähren, auch als gelegentliche Nahrung den Kot von Tieren nicht verschmähen. Es gibt nun eine nicht geringe Anzahl von Tierarten, welche in ihrer Ernährung direkt als Spezialisten auf den Kot anderer Tiere angewiesen sind. Besonders bekannt ist dies für eine Anzahl von Käferarten, welche wir infolge dieser Abhängigkeit direkt als Mistkäfer bezeichnen. Diese leben im erwachsenen Zustande selbst von Mist, und auch ihre Larven werden in oft sehr komplizierter Weise mit der geeigneten Mistnahrung versorgt.

Bei vielen Formen, besonders bei solchen, deren Larvenzeit ziemlich kurz dauert, ist allerdings der Vorgang ein sehr einfacher und erinnert durchaus an die Lebensweise anderer fäulnisbewohnender Tiere. Frisch abgelegter Dung von Säugetieren ist ja meist eifrig von allen möglichen Insekten umflogen, welche durch seinen Geruch oft von weither angelockt werden. Sie kommen herbei, teils um selbst zu fressen, teils um in oder an dem Dung ihre Eier abzulegen. Es kommen da vor allem in Betracht eine ganze Anzahl von Fliegen- und von Käferarten.

Jeder von uns hat ja schon beobachtet, wie der Kot von Menschen oder Tieren oft von ungeheueren Schwärmen von Fliegen aufgesucht wird, kaum nachdem er abgelegt worden ist. Viele von ihnen suchen für sich selbst an ihm Flüssigkeit, Ersatz für Wasser; manche fressen auch an ihm; die Mehrzahl legt aber hier nur ihre Eier ab. Ganz besonders auffallend ist eine gelb behaarte Fliege, die Dungfliege (**Scatophaga stercoraria L.**). Wie viele der gleich zu nennenden anderen Arten nährt sie sich selbst im erwachsenen Zustand von pflanzlichen Stoffen, zum Teil auch von Insekten. Die Larven jedoch leben im Kot und nähren sich von ihm. Ein Haufen von Kot ist oft nach allen Richtungen von den Freßgängen der Larven durchsetzt, und die ganze Oberfläche kann von Hunderten und Tausenden dieser „weißen Würmer" bedeckt sein.

Außer der Dungfliege kommen von größeren Formen vor allem in Betracht: **Lucilia caesar L.** und **Sarcophaga carnaria L.**; von den kleineren Formen **Anthomyia meteorica L.** und **lardaria Fabr.**, von den ganz kleinen Formen **Psychoda phalenoides Meig.**, **Scatopse notata L.**, **Sepsis cylindrica Fabr.**, Arten der Gattungen **Bibio**, **Borborus** und viele andere.

Ähnlich wie sie leben viele Mistkäfer und ihre Larven. Auch unter den Käfern gibt es manche, welche im erwachsenen Zustand Blumen besuchen, während ihre Larven von Dung leben. Aber die meisten von ihnen sind während ihres ganzen Lebens Mistfresser. Es ist ganz besonders der an unaufgeschlossenen Nahrungsmitteln noch sehr reiche Mist von Huftieren und Nagetieren, also von Pflanzenfressern, den sie bevorzugen. Oft sieht man in ähnlich großen Schwärmen, wie die Fliegen, kleine Käfer aus der Gruppe der Kurzdecker (Staphylinen), die Kothaufen umfliegen. Sie sind durch ihre Geruchsorgane oft von weither durch die Luft herbeigeführt worden. In großen Massen durchwühlen den Mist die Imagines und Larven der Arten von **Philonthus**, **Aphodius** und anderen Gattungen.

Diejenigen Formen jedoch, welche wir im engeren Sinne als Mistkäfer bezeichnen, gehen in etwas komplizierterer Weise mit ihrem Futtermaterial um. Viele von ihnen wandern an die Kotklumpen heran, bauen dann, wie unsere Roßkäfer, unterhalb des Kotklumpens Gänge in die Erde, in welche sie Klumpen des Kotes hineinschleppen; andere schaffen den Kot an entfernte Stellen, um ihn da zu verzehren oder als Nahrung für ihre Brut zuzurichten. Die seltsamen Skulpturen an Kopf und Halsschild vieler Mistkäfer, die eigentümliche Form ihrer Beine steht im engsten Zusammenhang mit der Art, in welcher sie den Mist bearbeiten. Bei uns gibt es Käfer aus der Gattung Sysiphus, in den Mittelmeerländern die heiligen Skarabäen (Ateuchus) und ihre Verwandten, welche in einer sehr merkwürdigen Weise Kugeln aus dem Mist von Pferden und Schafen formen; diese Kugeln rollen sie oft auf weite Entfernungen vor sich her, um sie dann in eine selbstangefertigte unterirdische Höhle zu bringen und dort in aller Ruhe zu verzehren. Nach den Untersuchungen des vorzüglichen französischen Entomologen Fabre fertigen die Skarabäen eine ganz besondere Sorte von Kotgebilden an, um an denselben ihre Eier abzulegen. Die Brutnahrung ist zum Unterschied von den Kugeln, welche die Skarabäen zu ihrer eigenen Nahrung an verborgene Plätze schleppen, in äußerst sorgfältiger Weise in Gestalt einer Birne zurechtgeknetet, wobei in dem verschmälerten Teil eine Nische für das Ei ausgespart wird. Das Ei liegt dort umgeben von weicher, vom Muttertier sorgsam vorpräparierter Kotsubstanz. Die äußeren Lagen der Birne sind immer dichter und fester, so daß der innerste Teil, selbst bei sehr trockenem Wetter, lange Zeit feucht und weich bleibt und somit eine geeignete Nahrung für das junge heranwachsende Tier bildet.

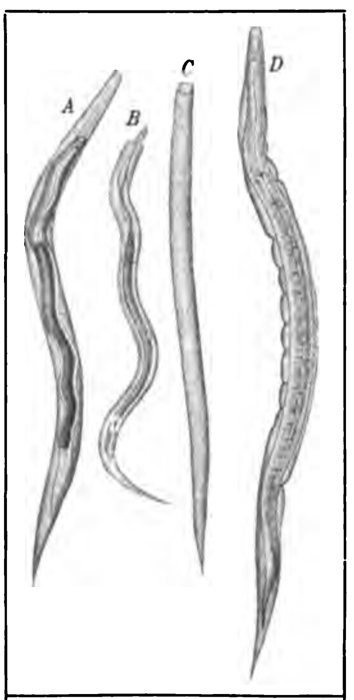


Abb. 213. Bodennematoden und ihre Cysten.
A encystierte Larve von Rhabditis Caussaneli, Vergr. 105 mal; *B* von Angiostoma limacis, Vergr. 165 mal; *C* leere Cystenhülle von *A*, Vergr. 75 mal; *D* encystierte Larve von Rhabditis Marionis, Vergr. 105 mal.
Nach Maupas.

Auch Regenwürmer, wie z. B. Allolobophora foetida, finden sich häufig im Mist oder in von Düngerjauche reichlich durchsetzter Erde. An solchen Stellen finden wir eine ganze Anzahl von anderen Tieren, wie z. B. bestimmte Insektenlarven. So ist am Rande von Misthaufen und auf ländlichen Aborten die sogenannte Rattenschwanzlarve eine sehr charakteristische Erscheinung, eine Form, deren tönnchenförmiger Körper in einen langen fadenförmigen Fortsatz ausläuft. Derselbe trägt an seinem Ende Stigmenöffnungen, durch welche die Larve atmen kann, wenn sie sie aus der Mistjauche an die Oberfläche emporstreckt. Die ausgewachsene Fliege (Eristalis tenax L. und verwandte Arten) selbst ist eine Blumensucherin, die oft zu Tausenden die weißen Dolden auf blühenden Wiesen umschwärmt. (Vgl. Seite 189.)

Mit der Menge der in ihr enthaltenen faulenden organischen Substanzen sinkt die Menge des freien Sauerstoffs in der Mistjauche und ähnlichen Flüssigkeiten. Selbst wo der Sauerstoffgehalt sehr gering ist, können an ihrer Oberfläche eine ganze Anzahl von Organismenarten fortkommen, die von ihren organischen Bestandteilen zehren. Man kann sehr häufig die grünen Überzüge an Abflüssen von Düngerhaufen beobachten, die aus Millionen kleiner grüner Flagellaten aus der Gattung Euglena oder Polytoma zusammenge-

setzt sind. Es sind das Organismen, welche auf der Grenze zwischen dem Tier- und Pflanzenreich stehen. Mit ihrer Geißel sind sie frei beweglich wie tierische Organismen, aber sie nehmen nicht wie solche geformte Nahrung durch Verschlucken auf, sondern sie produzieren mit Hilfe ihres grünen Farbstoffes organische Substanz aus unorganischem Material. Sie können es wenigstens. Um aber gut zu gedeihen, bedürfen sie einer gewissen Quantität von gelöster organischer Substanz; ja, sie können sogar allein von solcher leben. Zwingt man sie dazu, indem man sie in organischen Lösungen im Dunkeln hält, so verlieren sie ihren grünen Farbstoff und gleichen vollkommen farblosen Flagellaten.

Damit stellen sie wirkliche Übergangsglieder zu einer Gruppe von Organismen dar, welche in organischen Lösungen und fauligen Substanzen sehr vielfach vorkommen und biologisch von größtem Interesse sind. Die Tiere, von denen ich jetzt sprechen will, bezeichnet man auch als Saprozoen. Sie kommen in der freien Natur nur da vor, wo organische Substanzen in Fäulnis übergehen. Im Reagenzglas könnte man sie in entsprechenden Substanzen wohl auch halten, ohne daß Fäulnis mit im Spiele wäre, wenn es nur gelänge, sie steril in die richtig zusammengesetzten Kulturflüssigkeiten zu bringen.

Das Charakteristische bei solchen Saprozoen ist ihre Unabhängigkeit von geformter Nahrung. Sie leben von gelösten organischen Substanzen, die sie vielfach durch Osmose in ihren Körper aufnehmen. Viele von ihnen haben überhaupt keine Mundöffnung. Ihre Ernährungsweise ist noch viel zu wenig im einzelnen studiert. Das gilt z. B. von dem Essigälchen (Anguillula aceti Ehrbg.), welches in Essigrückständen, altem Essig, saurem Kleister usw. vorkommt und durch massenhaftes Auftreten eine milchige Trübung der sonst klaren Flüssigkeiten hervorruft. In ländlichen Gasthäusern, Bahnhofsrestaurants auf kleinen Stationen sieht man oft die Essigflaschen von Millionen dieser kaum einen Millimeter langen Fadenwürmer aus der Klasse der Nematoden erfüllt. Ihr Stoffwechsel, der es ihnen gestattet, die so einfach zusammengesetzte organische Flüssigkeit, in der sie leben, auszunützen, muß sehr eigenartig sein.

Eines steht aber für viele dieser Saprozoen fest, und das ist die merkwürdige Tatsache, daß sie von der Anwesenheit freien Sauerstoffes vollkommen unabhängig sind; sie sind Anaërobionten. Die Energie, welche sie zu ihren Lebensleistungen ebenso wie alle anderen Organismen aufbringen müssen, können sie also nicht aus der üblichen Form der Verbrennungen bestreiten, und so sehen wir denn bei ihnen vielfach Reservesubstanzen, besonders Glykogen, in großer Menge angehäuft, welche unter merkwürdigen Spaltungserscheinungen die nötige Energie produzieren. Es gibt alle möglichen Übergänge zu den vollkommen anaërobiontischen Schlammbewohnern, und zwar finden wir sie speziell bei Tieren, deren Lebensweise derjenigen der Schlammbewohner ähnlich ist: ein Regenwurm kann einen Tag, Strudelwürmer können 1—2 Tage, Pferde- und Blutegel (Aulastoma und Hirudo) sogar 3—4 Tage in ausgekochtem Wasser leben, während Krebse, Asseln, Wasserkäfer oder Milben schon nach wenigen Stunden darin zugrunde gehen. Der früher zu den Nematoden gerechnete Saitenwurm (Gordius aquaticus) wird durch 24stündige Sauerstoffentziehung zwar bewegungslos gemacht, aber nicht getötet; er erholt sich an der Luft wieder.

Es kann leicht beobachtet werden, daß an solchen Stellen, wo langsam fließendes Wasser durch Zuflüsse, die stark durch organische Substanzen verunreinigt sind, in seiner Zusammensetzung gestört wird, die Fauna sich in kurzer Zeit vollkommen verändert. Ganz charakteristische Tierformen treten auf und, während sie dominieren, verschwindet allmählich die Fauna der reinen Gewässer. Man kann das überall feststellen, wo die Kanalisation von Städten, die Abwässer von Zellulose-, Zucker- und anderen Fabriken oder von

Brauereien in Bäche und kleinere Flüsse einmünden. Die Untersuchung der Abwässer hat sich wegen ihrer hygienischen und wirtschaftlichen Bedeutung zu einem wichtigen Spezialzweig der angewandten Wissenschaft ausgewachsen.

Es ist leicht zu verstehen, daß die Lebensweise der sogenannten saprophelischen Organismen, welche an Orten der Fäulnis leben, wo viel organische Substanz vorhanden ist, eventuell Schwefelwasserstoff in Menge entsteht, und wo freier Sauerstoff vollkommen fehlt, direkt überleitet zur Lebensweise der Parasiten. Diese eigenartige biologische Gruppe von Organismen wird uns in einem der nächsten Kapitel zu beschäftigen haben.

15. Symbiose.

Unter Symbiose versteht man das enge Zusammenleben zweier Organismen, bei welchem beide sich gegenseitig Vorteile darbieten. Es ist klar, daß dies Zusammenleben oft sehr schwer von Parasitismus zu unterscheiden sein muß, und das ist besonders der Fall bei jener Gruppe von Symbioseerscheinungen, von der wir ausgehen wollen, und welche man als Zell- und Gewebesymbiosen bezeichnet. Das Musterbeispiel für Symbiosen entstammt bekanntlich dem Pflanzenreich. Die Flechten verdanken als selbständige Organismen ihre Existenz dem Zusammenwirken von Pilzen und Algen, deren Körperbestandteile so eng miteinander verflochten sind, daß eigenartig geformte Pflanzenkörper dadurch gebildet werden. In diesen Körpern entstammen aber die einzelnen Gewebe verschiedenen Pflanzenarten. Die Pilzfäden umspinnen von allen Seiten die Algenzellen und leiten ihnen das Nährmaterial zu, aus welchem diese entsprechend den Fähigkeiten grüner Pflanzen Stärke aufbauen. Der Pilz genießt von den organischen Substanzen, welche die Alge aufbaut, mit und leitet ihr dafür Substanzen zu, welche sie in so reichlichem Maße für sich allein nicht erwerben könnte. Außerdem ist noch eine Wechselwirkung beim Gaswechsel von Pilz und Alge vorhanden. So ungefähr erklärt man sich den gegenseitigen Vorteil, den die beiden Symbionten im Körper der Flechten sich gewähren.



Abb. 214. Hyalonema Sieboldi Gray. Aus Doflein, Ostasienfahrt. Natürliche Höhe 50 cm.

Auch unter den Tieren gibt es derartige Genossenschaften; zunächst wollen wir aber solche erwähnen, welche zwischen Tieren und Pflanzen vorkommen, und welche sich biologisch ziemlich eng an die Flechtensymbiose anschließen. Für eine Anzahl von Schwämmen wird angegeben, daß ihr Körper von Fadenalgen vollkommen durchzogen ist, und vielleicht haben wir in ihnen den Flechtenkörpern ganz analoge Gefüge zu erblicken. Sie sind aber noch sehr wenig untersucht, und

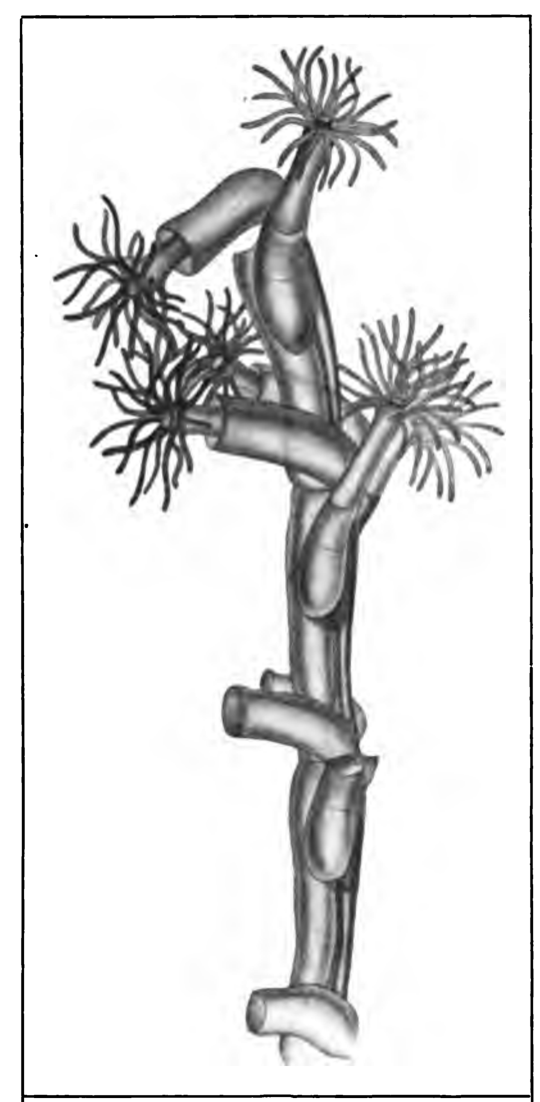


Abb. 215.
Hebella calcarata mit Sertularia cornicina in abhängigem Wachstum zusammenwachsend. Vergr. 20mal. Abgeändert nach Nutting.

wir können also über die Gewebesymbiose bei ihnen nichts Bestimmtes aussagen.

Auch enge Durchflechtung von Hydroidenstöcken mit Schwämmen und Korallen sind bekannt. Auf Tafel III ist eine Gorgonide aus dem japanischen Meer abgebildet, welche stets mit einem Hydroidpolypen vergesellschaftet gefunden wird; jeder Polyp der Koralle ist von einem ganzen Kranz von Hydroidpolypen umgeben. In ähnlicher Weise findet man Aktinienkolonien der Gattung Palythoa stets auf den Stielen der Glasschwämme der Gattungen Hyalonema (vgl. Abb. 214) und Axinella. Besonders interessant sind die Beziehungen verschiedener Hydroidpolypenarten zueinander. Viele kleinere zartere Arten benützen andere sessile Tiere, vor allem aber die Stöcke kräftigerer Hydroidenarten, um an ihnen emporzuranken. Manche davon zeigen in ihrer Wachstumsform eine weitgehende Anpassung an diejenige ihres Wirts. So rankt Hebella parasitica Ciam. an den Stämmchen von Plumulariden (Plumularia, Aglaophenia) empor, und zwar verläuft stets ein einziger Hauptstamm an der Vorderseite desjenigen der Plumularide. In seiner Verzweigung folgt er derjenigen seines Trägers, und seine Polypen wachsen so hervor, daß sie die Zwischenräume zwischen denjenigen des Trägers ausnützen und durch dessen Nesselbatterien geschützt werden. Ein ähnliches Polypenmosaik bilden Hebella calcarata Ag. und Sertularia cornicina nach Nutting (Abb. 215). Manchmal gehen solche Beziehungen direkt in Parasitismus über, indem die „Epizoen" ihren Wirt, ähnlich wie das von Epiphyten bekannt ist, ersticken, ihm Nahrung und Sauerstoff absaugen. Ein Hydroidpolyp ist sogar ein echter Parasit geworden, Lafoëa dispolians Warren, der in einer Sertularia im Coenosark wächst und in deren Kelchen, nach Verdrängung der zugehörigen Polypen, die eigenen entfaltet.

Viel mehr Einzelheiten sind über die Zellsymbiose von Algenzellen mit tierischen Zellen bekannt. In sehr vielen niederen Tieren finden sich in den Zellen grüne oder gelbe Körper, die man früher als Bestandteile der Zellen selbst ansah; man glaubte, sie entsprächen den Chromatophoren der Pflanzenzellen, und nahm infolgedessen an, daß es auch Tiere gäbe, die mit Hilfe des Sonnenlichtes unter Vermittlung ihres Farbstoffes aus anorganischen Bestandteilen organische Substanz aufzubauen vermöchten.

Symbiose von Tieren mit Algen.

[illegible] *B* Paramaecium bursaria (Ehrb.) [illegible] [illegible] Chlamydomonas [illegible] W. nach Winter. Vergr. 500 × [illegible] nach R. Hertwig. Vergr. 250 × [illegible] *F* Convoluta [illegible] Vergr. 100 × [illegible] Zoochlorella aus Convoluta, nach Gamble u. [illegible] [illegible] Anthea cereus, nach [illegible] [illegible] in Vakuolen. [illegible] Ektoderm [illegible]

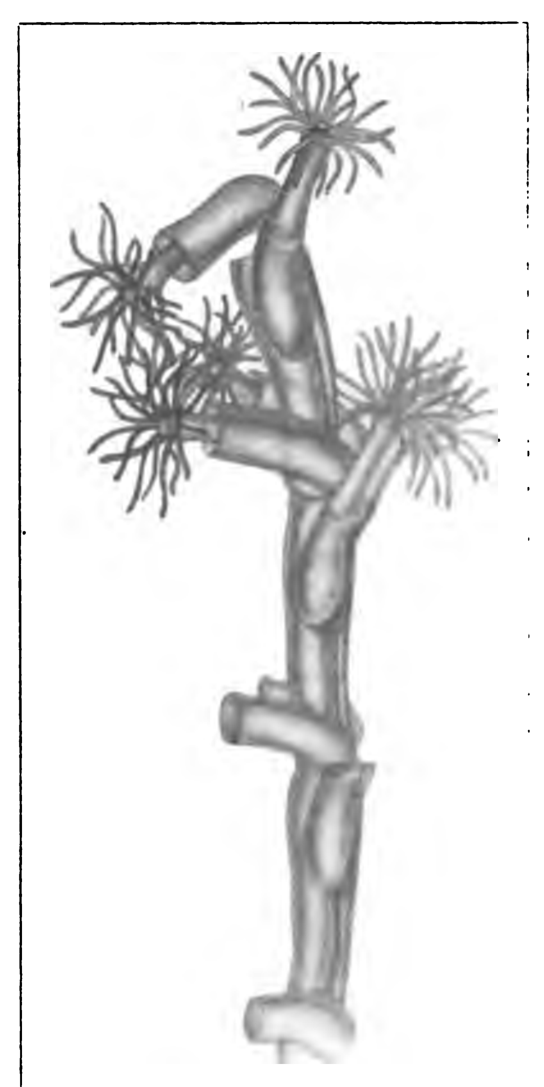
[illegible] Tierleben. II.



wir können also über die Gewebesymbiose bei ihnen nichts Bestimmtes aussagen.

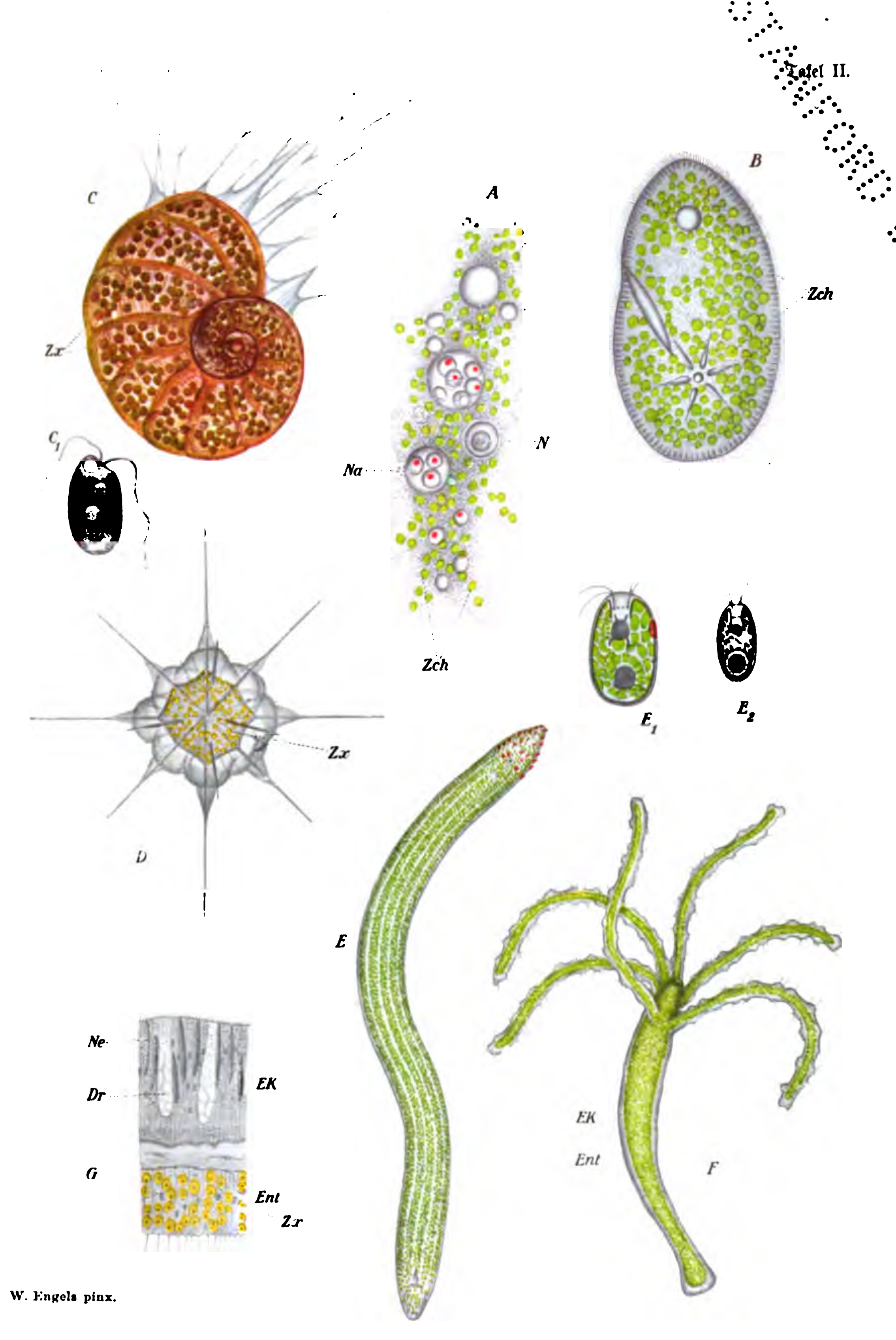
Auch enge Durchflechtung von Hydroiden stöcken mit Schwämmen und Korallen sind bekannt. Auf Tafel III ist eine Gorgonide aus dem japanischen Meer abgebildet, welche stets mit einem Hydroidpolypen vergesell schaftet gefunden wird; jeder Polyp der Koralle ist von einem ganzen Kranz von Hy[illegible] umgeben. In ähnlicher Weise [illegible] man [illegible]kolonien der Gattung [illegible] stets auf den Stielen der Glas-[illegible]

[illegible]



Hebella [illegible]

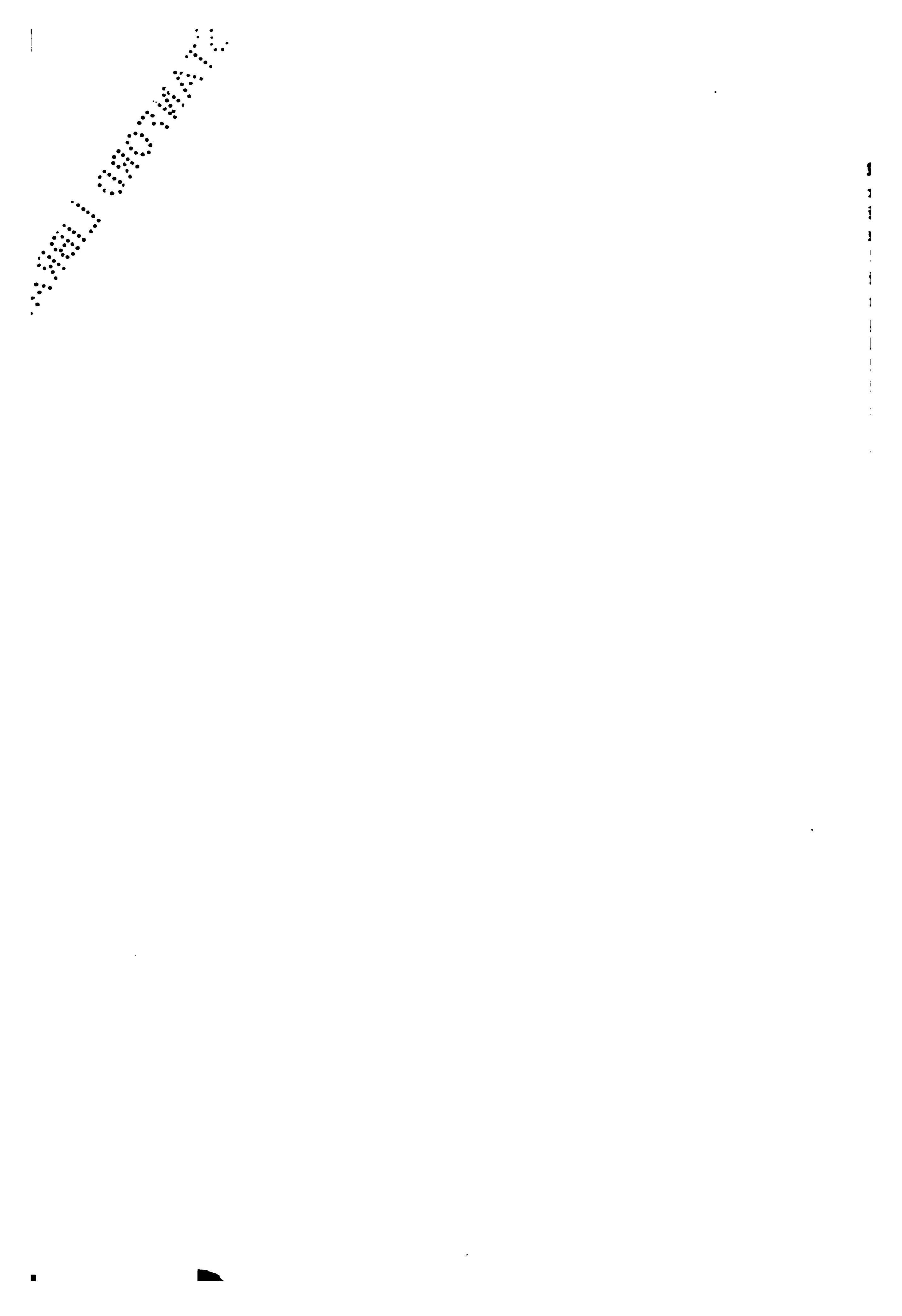
die [illegible] Nahrung [illegible] Kelchen [illegible] bekan[illegible] die [illegible] die [illegible] stan[illegible]



W. Engels pinx.

Symbiose von Tieren mit Algen.

A Amoeba viridis Leidy u. Gruber. *B* Paramaecium bursaria (Ehrb.). Orig., Vergr. 250 ×. *C* Polystomella crispa Lam., Orig., Vergr. 250 ×. C_1 Cryptomonas schaudinni W. nach Winter, Vergr. 500 ×; Zooxanthelle aus Peneroplis pertusus. *D* Acanthometra elastica Joh. Müll. nach R. Hertwig, Vergr. 250 ×. *E* Convoluta roscoffensis nach v. Graff, Vergr. 30 ×. E_1 E_2 Carteria sp., Vergr. 400 ×; Zoochlorella aus Convoluta, nach Gamble u. Keeble. *F* Hydra viridis L., Orig. Vergr. 25 × *G* Querschnitt durch den Tentakel einer Aktinie Anthea cereus, nach Hertwig, Vergr. 250 ×. *Zx* Zooxanthellen. *Zch* Zoochlorellen. *N* Kern. *Na* Aufgenommene Nahrungsbrocken in Vakuolen. *Ek* Ektoderm. *En* Entoderm. *Dr* Drüsenzellen. *Nc* Nesselkapseln.



Seit den Forschungen **Brandts** ist es aber immer klarer geworden, daß jene grünen Körper, welche man in Protozoen, Cölenteraten, Würmern usw. antrifft, pflanzliche Organismen sind, die mit den tierischen Zellen in einem symbiontischen Verhältnis stehen. Die Verbreitung dieser grünen Zellen und, wie wir gleich hinzufügen wollen, ihnen entsprechender gelber und brauner Zellen im Tierreich ist eine sehr eigenartige und charakteristische (Vgl. Tafel II). Wir finden sie sehr zahlreich vertreten bei den Protozoen, und zwar bei Amöben, Heliozoen, Radiolarien, Foraminiferen und ziliaten Infusorien. Ferner sind sie sehr vielfach anzutreffen bei Cölenteraten. Ein bekanntes Beispiel für die Algensymbiose ist der grüne Süßwasserpolyp (Hydra viridis L.). Wir finden aber grüne und gelbe Zellen auch bei allen möglichen Medusen, marinen Polypen, Aktinien und vor allen Dingen bei vielen Riffkorallen. Auch unter den niederen Würmern finden sich einige durch sie grüngefärbte Vertreter. Ich erinnere nur an den kleinen grünen marinen Strudelwurm, Convoluta roscoffensis. Schließlich werden sie auch für eine Schnecke Elysia viridis angegeben (?).

Alle diese Tiere haben eine Eigentümlichkeit gemeinsam. Sie alle nehmen ihre Nahrung in geformtem Zustand in mehr oder minder ausgiebigem Maße direkt in das Plasma ihrer Darmzellen auf und verdauen sie in demselben. Mit dieser Eigenschaft hängt offenbar die Erwerbung der Symbiose zusammen. Ähnlich wie Parasiten vielfach Tiere oder Pflanzen sind, welche bei der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme in den Körper des Wirtes gelangen, daselbst den Widerstandskräften desselben zu trotzen vermögen und weiterwachsen, so werden auch die Symbionten im Körper ihres Wirtes nicht vernichtet. Im Gegenteil, sie wachsen und gedeihen da vielfach sehr gut. Denn ihnen wird Wasser, Kohlensäure und infolge der Lebensgewohnheiten ihrer Träger auch Licht in genügendem Maße zuteil. Wir können bei den verschiedenen Tierformen konstatieren, daß die bei ihnen lebenden Algenzellen in einem verschieden hohen Maß von ihnen abhängig geworden sind. Während manche offenbar nur innerhalb **einer** Tierform gedeihen, gelingt es bei andern, sie von einer Tierart auf die andere zu übertragen, ja sogar sie frei zu züchten. Wenn wir trotzdem diese Organismen nicht als Parasiten bezeichnen, so hat das seine Ursache in der Annahme, daß sie ihrem Wirt auch ihrerseits Nutzen bringen. Dieser Nutzen wird in folgenden Beziehungen gesucht:

Die pflanzlichen Zellen strömen bei der Assimilation reichlich Sauerstoff aus, welcher den Wirten bei der Atmung nützlich sein muß. Ferner produzieren sie im Überschuß organische Substanzen, vor allem Stärke und wohl auch Zucker, welche das Tier direkt genießen kann. Und schließlich hat man bei einigen Arten beobachtet, daß, wenn sie sich im Übermaß vermehren, die von ihnen bewohnte Zelle ihres Wirtes immer eine Anzahl von ihnen abtötet und verdaut. So kann die Symbiose nur dadurch aufrechterhalten werden, daß die Vermehrungsfähigkeit der Algen und die Verdauungskraft des Tieres sich gegenseitig die Wage halten.

Daß es sich wirklich um pflanzliche Zellen handelt, ist vielfach nicht nur durch die freie Züchtung der betreffenden Organismen, sondern auch dadurch erwiesen worden, daß man an ihrem Körper eine Zellulosemembran und im Innern desselben Produktion von Stärke gefunden hat. Man kann mit Sicherheit in ihrem Innern einen Zellkern und Chromatophoren nachweisen, in denen der Farbstoff lokalisiert ist. Ihre Vermehrung durch Teilung ist oft beobachtet worden. Man unterscheidet nach dem Farbstoff ihrer Chromatophoren als Hauptformen die sogenannten grünen Zellen oder Zoochlorellen und die gelben Zellen oder Zooxanthellen.

Sie sind teils typische unbewegliche Algen, teils den Algen sehr nahestehende Flagellaten aus der Gruppe der Chromomonadinen und verwandten Gruppen. Die genauer untersuchten Zooxanthellen gehören zur Flagellatengattung Cryptomonas, von den Zoochlorellen



Abb. 216. Dreizehenfaultier ♂ (Bradypus tridactylus L.).
Orig. nach einem Exemplar vom untersten Amazonas.

gehören nach Beyerinck manche zu der Algen(Pleurococcaceen-)Gattung Chlorella, Gamble und Keeble haben in der Zoochlorelle des Wurms Convoluta roscoffensis eine Flagellate aus der Gattung Carteria erkannt.

Keiner der tierischen Wirte scheint aber von seinen pflanzlichen gefärbten Gästen in seiner Ernährung vollkommen abhängig zu sein, so daß wir in ihrem Zusammenleben eine Zwischenform zwischen Parasitismus und reiner Symbiose erblicken dürfen.

An dieser Stelle müssen wir auch eines eigentümlichen Zusammenlebens von Algenzellen mit einem höheren Tier gedenken, welches man nicht als eigentliche Symbiose bezeichnen kann, sondern das eher Anklänge an Parasitismus zeigt. In den Haaren der südamerikanischen Faultiere (vgl. Abb. 216) finden sich ganz regelmäßig grüne und blaugrüne Algen. Sie wachsen in der Belegschicht der Haare, und zwar sind sie vorwiegend am Rücken der Tiere und an der Außenseite der Extremitäten zu finden. Bei der Gattung Bradypus, dem Dreizehenfaultier, findet sich Trichophilus Welckeri A. Web. eine grüne, und Cyanoderma bradypi A. Web. eine blaugrüne Alge. Bei Choloepus, dem Zweizehenfaultier, ist ebenfalls eine Trichophilusart und eine Cyanoderma (choloepi A. Web.) nachgewiesen worden. Im tropischen Regenwald gibt es immer genügend Feuchtigkeit, um den Algen in dem nährstoffreichen Substrat Wachstum und Gedeihen zu gewährleisten. Bei gefangen gehaltenen Tieren verlieren sich die Algen, wohl infolge der trockenen Luft, der sie ausgesetzt sind.

Ob wirklich das Bewachsensein mancher Tiere, wie z. B. von Libellenlarven mit Algenrasen, als Symbiose aufzufassen ist, halte ich für zweifelhaft; denn es handelt sich in solchen Fällen um Organismen, die in ihrem Vorkommen nicht aufeinander angewiesen sind, sondern sich nur fakultativ vereinigen.

Mit den oben angeführten Beispielen sind die Symbiosen von Mikroorganismen mit Tieren nicht erschöpft. Es gibt eine Menge von Angaben über regelmäßiges Vorkommen von Bakterien und bakterienähnlichen Organismen, auch Pilzen und Hefen, im Innern von Tieren. Bekannt ist ja die Tatsache, daß der Darm aller Tiere und Menschen normalerweise eine ganz bestimmte Flora von Bakterien beherbergt. Es wird noch viel darüber gestritten, ob das Vorkommen derselben auf den Notwendigkeiten einer Symbiose beruht, oder ob es sich um mehr oder minder harmlose, jedenfalls aber nutzlose Bewohner des Darmes handelt.

Nach neueren Untersuchungen von Zuntz und seinen Mitarbeitern scheint es aber, als sei den Mikroorganismen jedenfalls bei der Verarbeitung zellulosehaltiger pflanzlicher Nährstoffe eine besondere Rolle zuzuschreiben. Die Vormagen der Wiederkäuer und anderer Tiere, die langen Blinddärme der Pflanzenfresser sind Gärkammern, in denen die Zellulose durch die Tätigkeit der Bakterien in leicht zu verarbeitende Stoffe, bei den Wiederkäuern speziell Fettsäuren, zerlegt wird. Wird einem Kaninchen der Blinddarm, der sicher keine zelluloselösenden Fermente liefert, verschlossen, so wird infolge der ausbleibenden Bakteriengärung die Pflanzennahrung nur unvollkommen ausgenützt. Auch bei den Wiederkäuern sind Pansen und Netzmagen drüsenlos und an der Resorption unbeteiligt. Die in diesen Darmteilen lebenden Bakterien sind also durch die Tätigkeit, die sie zu ihrer eigenen Ernährung durchführen, ihrem Wirt nützlich, und es ist wahrscheinlich, daß Tiere und Bakterien allmählich in symbiontische Abhängigkeit voneinander gekommen sind. Manche dieser Bakterien können unter Umständen Eigenschaften entwickeln, besonders wenn sie in andere Organe gelangen, welche in ihrem Wirt schwere Erkrankungen herbeiführen, so das Bacterium coli des Menschen. Sie bilden ein weiteres Beispiel für die unscharfe Abgrenzung symbiotischen Lebens vom Parasitismus.



Abb. 217. Cancer pagurus Fabr. Krabbe, deren Rückenpanzer mit Seepocken (Balanus sp.), Wurmröhren, kleinen Muscheln usw. bewachsen ist.
Orig.-Photographie nach der Natur. Exemplar aus der Nordsee bei Helgoland. Verkl. 1/2.

In neuerer Zeit hat man bei einer ganzen Reihe von Tieren Hefepilze als regelmäßiges Vorkommen nachgewiesen. So finden sich ganz regelmäßig im Körper von Cikaden und Blattläusen, also den Rüsselkerfen, die sich von zuckerhaltigen Pflanzensäften ernähren, große Anhäufungen von Hefepilzen. Sulč, Buchner und andere haben gezeigt, daß diese Pilze bei der Embryonalentwicklung in einer ganz bestimmten Weise in das Ei geraten und später im Körper des entwickelten Tieres an bestimmten Stellen, vielfach in besonderen Organen, ihre Stätte finden. Ihre allgemeine Verbreitung bei den Rüsselkerfen macht es wahrscheinlich, daß sie mit denselben in Symbiose leben. Da aber noch keine physiologischen Untersuchungen vorliegen, können wir über die Bedeutung dieses merkwürdigen Zusammenlebens keine bestimmten Angaben machen. Auch im Darm von Käfern bzw. deren Larven (Anobium paniceum nach Karawaiew und Escherich), die sich von stärkehaltiger Nahrung ernähren, wurden Hefepilze nachgewiesen. Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß nach Schaudinn in den Saugblasen (Oesophagusdivertikeln) der Schnaken Hefepilze vorkommen. Das von ihnen produzierte Enzym und zum Teil die Hefenzellen selber sollen beim Stich in die Wunde gelangen und deren Entzündung hervorrufen, welche dann also nicht auf ein Gift der Speicheldrüsen zurückzuführen wäre (vgl. S. 202 u. 203).

Zellsymbiosen zwischen tierischen Zellen verschiedener Arten sind nicht bekannt geworden, und bei der Gleichheit der Ernährung tierischer Zellen ist es auch unwahrscheinlich, daß eine derartige Verkettung bei ihnen vorkommt. Wir werden allerdings bei Besprechung des Parasitismus sehen, daß manche Parasiten so harmlos sind, daß man geneigt sein könnte, sie als Symbionten zu betrachten. Das ist vor allen Dingen bei Parasiten der

Fall, welche auf dem Weg über eine gewisse Form der Symbiose zum Parasitismus gelangt sind. Man bezeichnet nämlich vielfach als Symbiose Formen des Zusammenlebens von zwei Tierarten, wie wir sie gleich zu erörtern haben werden.

Wir haben bei Besprechung der sessilen Tiere viele Arten erwähnt, die auf Hafenpfählen, Steinen und Felsen usw. wachsen. Solche sessile Tiere lassen sich wie auf beliebigen leblosen Gegenständen auch vielfach auf allen möglichen andern Tieren nieder, welche ihnen geeignete Ansatzstellen bieten. Tiere, deren Oberfläche aus lebender Substanz besteht, sind seltener von solchen Epizoen oder Epöken heimgesucht, als Tiere, welche einen leblosen Panzer besitzen. So finden wir sie seltener auf Medusen, Aktinien, Korallen, Cephalopoden und Fischen, obwohl sie auf solchen gelegentlich auch vorkommen. Dagegen finden wir sie sehr häufig auf Krabben und Krebsen, auf den Schalen von Muscheln und Schnecken. Sie fehlen bei den meisten Stachelhäutern, von deren Oberfläche sie Stacheln, Gifte und die noch zu besprechenden Putzeinrichtungen dieser Tiere fernhalten. Solche gelegentlichen Epizoen finden wir in allen Gruppen der sessilen Tiere. So kann man auf dem Rücken einer Krabbe nebeneinander Seepocken, Hydroidpolypen, Spongien, Korallen, Röhrenwürmer, Ascidien und alle möglichen andern Formen antreffen. Dieselben Tiere können wir in der gleichen oder in andern Kombinationen auf Muschelschalen und Schneckenhäusern finden, wenn dieselben ihnen nur Raum genug bieten. Sie kommen auf ihren Wirten ebensogut fort, als ob sie auf leblosen Gegenständen wüchsen. Ja manchmal zeigen sie sogar, auf dem Rücken einer Krabbe z. B., ein besonders üppiges Wachstum. Das kommt daher, daß sie mit den Vorteilen, die sie als sessile Tiere besitzen, die Vorzüge der freien Ortsbewegung

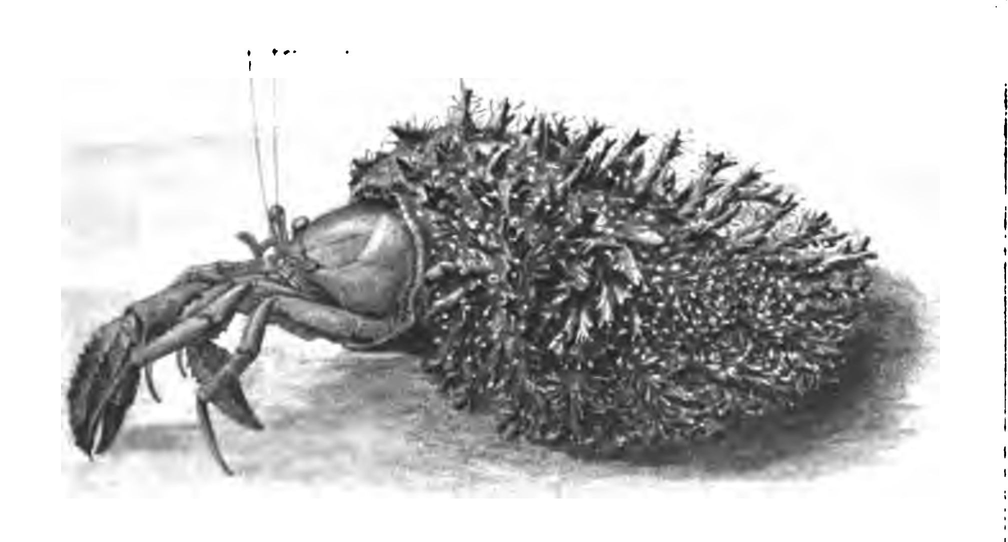


Abb. 218. Einsiedlerkrebs Eupagurus constans Stm.
in dem stachligen Gehäuse, welches auf der Unterlage eines Schneckenhauses von den Polypen Hydractinia sodalis Stm. gebaut wurde. Orig. nach der Natur. Exemplar aus Japan. Nat. Größe.

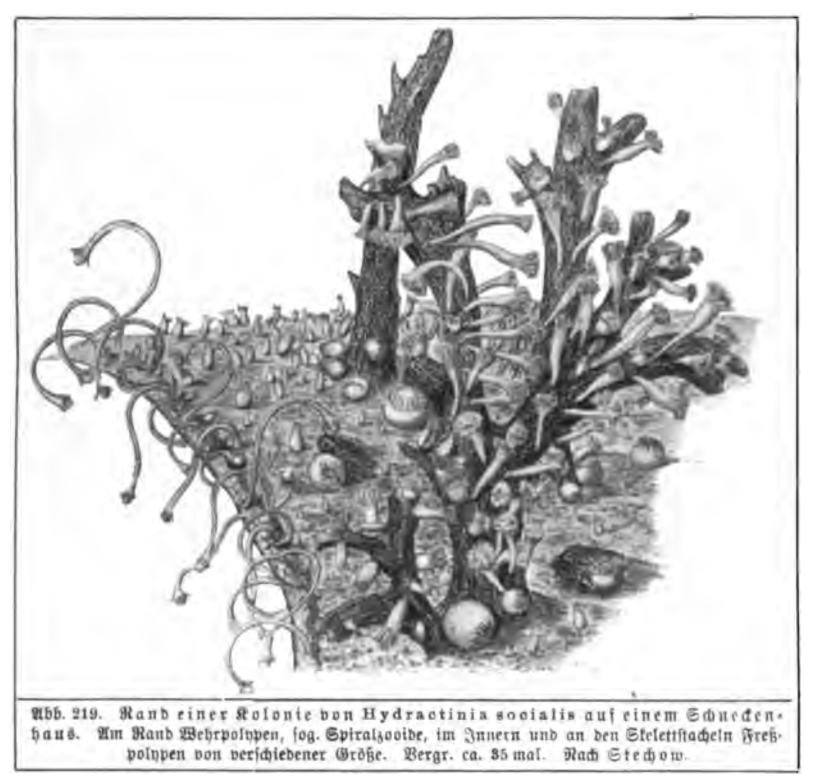


Abb. 219. Rand einer Kolonie von Hydractinia socialis auf einem Schneckenhaus. Am Rand Wehrpolypen, sog. Spiralzooide, im Innern und an den Skelettstacheln Freßpolypen von verschiedener Größe. Vergr. ca. 35 mal. Nach Stechow.

kombinieren. Sie werden ja von ihrem unfreiwilligen Transporteur immer wieder in frisches Wasser, immer wieder zu neuen Nahrungsquellen gebracht. Aber sie erscheinen niemals eng mit ihrem Wirte vergesellschaftet; sie kommen bald auf Steinen und Pfählen, bald auf dieser, bald auf jener Tierart vor, denn nicht immer erweist sich die Vergesellschaftung als ein Vorteil. Liebt z. B. das sessile Tier schlammige Orte und sucht etwa die Krabbe, auf deren Rücken es sitzt, stets reines klares Wasser auf, so wird jenes darunter leiden und eventuell zugrunde gehen.

Solche Vereinigungen können nun beiden Tierformen einen Vorteil bringen, was offenbar die Ursache war, daß bei den in Betracht kommenden Arten die Beziehungen besonders eng und fest geworden sind.

Eine besondere Bedeutung besitzt jedenfalls die Vergesellschaftung von verschiedenartigen Cölenteraten mit Einsiedlerkrebsen (Paguriden). Es sind letztere dekapode Krebse, welche ihren weichen Hinterleib in einem Schneckenhaus verbergen. Dies ist nach dem Tode der Schnecke, welche es ausgeschieden hat, am Boden des Meeres zurückgeblieben. Ein Einsiedlerkrebs hat es sich als schützende Umhüllung ausgewählt und trägt es mit sich umher. Auf der toten Schale können sich, wie auf jedem beliebigen harten Gegenstand, sessile Tiere niederlassen. Bei einer großen Anzahl von Einsiedlerkrebsen finden wir aber immer wieder an dieselbe Krebsart dieselbe Art von Nesseltieren gebunden, so daß wir auf eine engere Gemeinschaft schließen müssen. Die individuenreichen Kolonien der Hydroidpolypen Hydractinia echinata Flem. und H. sodalis Stm. sowie von Podocoryne carnea Sars findet man stets nur auf Schneckenhäusern, die von Einsiedlerkrebsen bewohnt sind (Eupagurus bernhardus L. mit Hydractinia echinata Flem., Eupagurus constans Stm. mit Hydractinia sodalis Stm.). Ja wir erkennen in ihrer Organisation Besonderheiten, welche wir nur aus den Bedingungen des Zusammenlebens verstehen können. Die Kolonien bestehen aus Individuen, die infolge von Arbeitsteilung untereinander verschieden sind. Es gibt da neben Freßpolypen, welche für die ganze Kolonie Nahrung aufnehmen, Fortpflanzungspolypen, die allein Geschlechtstiere hervorbringen, während alle anderen steril sind. Das merkwürdigste ist aber das Vorkommen besonderer Wehrpolypen (Abb. 219

u. 220); das sind Individuen, welche mit Batterien von Nesselkapseln reichlich versehen sind und ihren Genossen als Verteidiger dienen. Diese sind nun eigenartigerweise bei Hydractinia an dem Rand der Mündung des Schneckenhauses in dichter Reihe angeordnet, so daß sie den Zugang zu dem weichen Hinterleib des Einsiedlers ausgiebig verteidigen können.

Diese großen Polypenkolonien scheiden ein hornartiges Skelett (Abb. 218 u. 219) ab, welches den einzelnen Polypen als Stütze dient, durch Ausbildung von Stacheln eine Schutzwehr für die ganze Kolonie darstellt und auch, indem es die Schneckenschale von außen überzieht, eine feste Unterlage für die ganze Kolonie schafft. Diese Hornlamelle muß auch die Schneckenschale ersetzen, denn diese wird im Lauf der Zeit allmählich aufgelöst. Ja sie wächst auch, die Form der Schneckenschale ergänzend und fortsetzend, über deren ursprünglichen Rand hinaus, wenn der Krebs, der als junges Tier das Schneckenhaus besetzt hatte, weiter wächst, so daß ihm seine Behausung zu klein werden würde.

In ähnlicher Weise wird die aufgelöste Schneckenschale durch Leibessubstanz des symbiontischen Tieres ersetzt bei Pagurus striatus Latr., wenn er von dem orangeroten Schwamm Suberites domuncula Nardo. umwachsen wird, oder bei den Arten, welche mit koloniebildenden Aktinien (Palythoa, Epizoanthus) vergesellschaftet sind. Bei dem in größeren Meerestiefen (500—2000 m) lebenden Parapagurus pilosimanus Smith, der mit der koloniebildenden Aktinie Epizoanthus paguriphilus Verrill zusammenlebt, wird von letzterer nach Auflösung der Schneckenschale um den Krebs eine die Form der Schneckenschale ersetzende und fortsetzende chitinige Membran ausgeschieden. Paguristesarten finden sich häufig mit Palythoa, in den nordischen Meeren Eupagurus pubescens und Catapagurus sharreri mit Epizoanthus, letzterer vielfach noch dazu mit Sagartia parasitica in Symbiose. Mit Spongien vergesellschaftete Paguriden sind schließlich noch Paguristes maculatus der Hircinia variabilis und Eupagurus cuanensis und verwandte Arten, die Suberites ficus mit sich herumtragen.

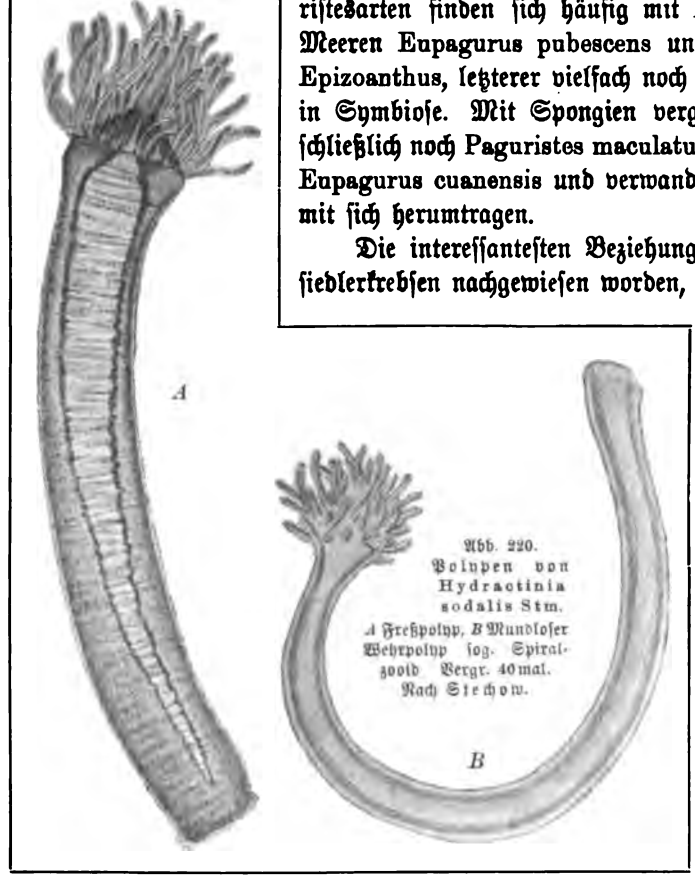


Abb. 220. Polypen von Hydractinia sodalis Stm. A Freßpolyp, B Mundloser Wehrpolyp sog. Spiralzooid Vergr. 40mal. Nach Stechow.

Die interessantesten Beziehungen sind aber bei jenen Einsiedlerkrebsen nachgewiesen worden, welche einzellebende Aktinien von bestimmten Spezies auf ihren Schneckenschalen mit sich führen. Es sind eine ganze Anzahl Arten aus den verschiedensten Meeren, welche mehr oder minder regelmäßig in Gesellschaft der gleichen Aktinien gefunden werden. Bei manchen Formen mögen die Aktinien ebenso gelegentliche Epizoen sein wie alle jene anderen Tiere, die sich auf Schneckenschalen ansiedeln. Bei manchen Formen wird die Genossenschaft zu einer engeren, und bei einer europäischen Form ist sie als

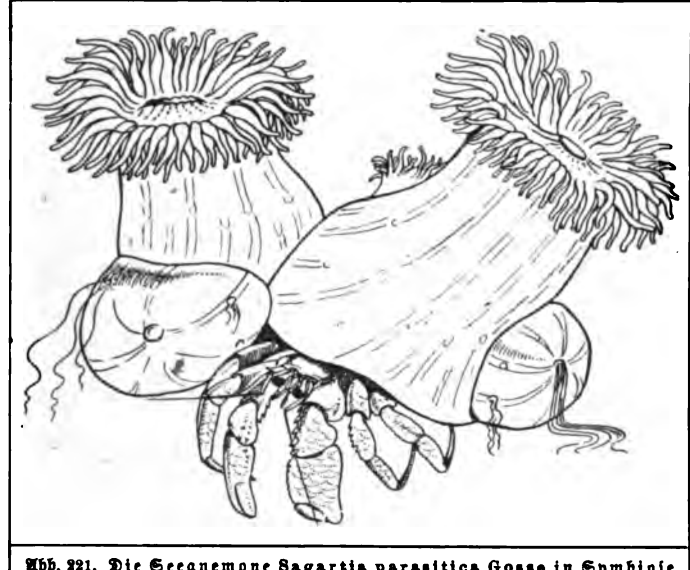


Abb. 221. Die Seeanemone Sagartia parasitica Gosse in Symbiose mit dem Einsiedlerkrebs Pagurus striatus Latr. 5 Exemplare auf dem Schneckenhaus. 2 Exemplare der Sagartia mit ausgestoßenen Akontien. Verkl. $^{2}/_{3}$. Nach Faurot.

ein charakteristisches Beispiel gegenseitiger Anpassung erkannt worden.

In unsern Gewässern findet man vor allem zwei Aktinienarten, die mit Einsiedlerkrebsen zusammenleben: Es sind das Sagartia parasitica Gosse (= Adamsia rondeletii Andres) und Adamsia palliata Forbes. Erstere, eine relativ große, zylindrische Seeanamone, kommt in Gesellschaft einer ganzen Reihe von Einsiedlerarten vor: von Pagurus striatus Latr., P. bernhardus Brandt, Clibanarius misanthropus Hell., Eupagurus excavatus Mrs. usw. Die andere Art Adamsia palliata findet man stets nur bei Eupagurus prideauxi Hell. Diese Verhältnisse deuten schon darauf hin, daß die Sagartia mit ihren Partnern nur eine lockere Gemeinschaft unterhält. Tatsächlich wachsen jene Einsiedler in leeren Schneckenschalen bis zu einer gewissen Größe ohne Genossin heran, und auch die Seeanemone findet man auf Steinen u. dgl. für

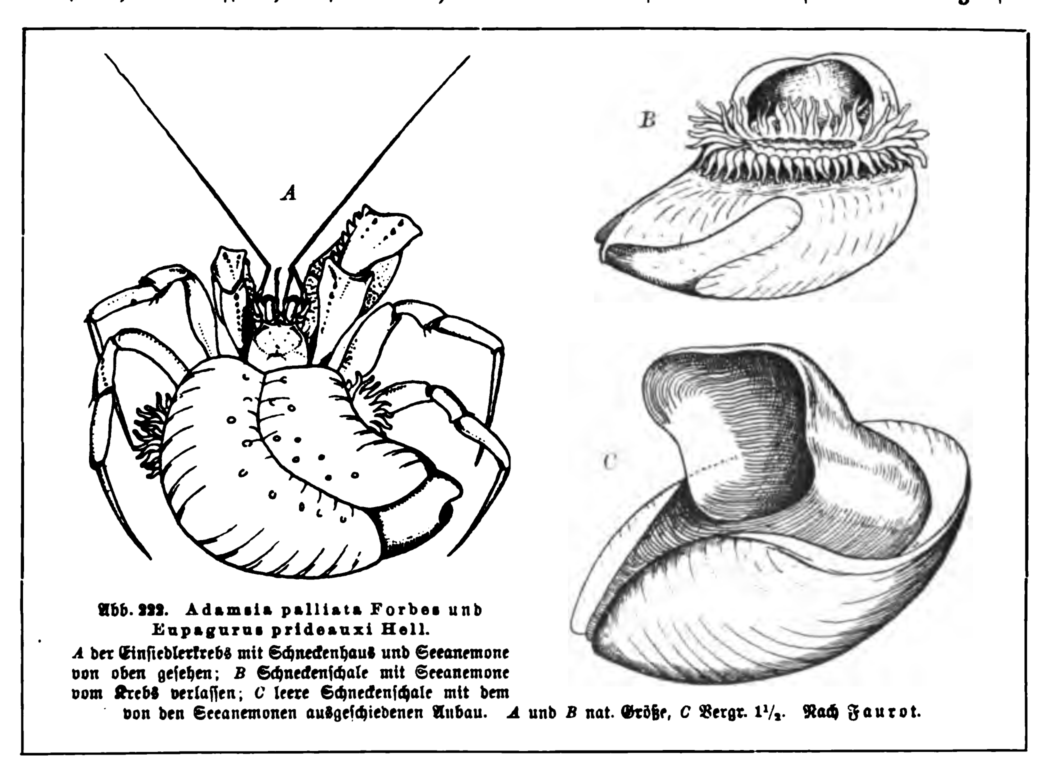


Abb. 222. Adamsia palliata Forbes und Eupagurus prideauxi Hell. *A* der Einsiedlerkrebs mit Schneckenhaus und Seeanemone von oben gesehen; *B* Schneckenschale mit Seeanemone vom Krebs verlassen; *C* leere Schneckenschale mit dem von den Seeanemonen ausgeschiedenen Anbau. *A* und *B* nat. Größe, *C* Vergr. $1^{1}/_{2}$. Nach Faurot.

sich allein lebend, solange sie jung ist. Später vereinigen sie sich, obwohl sie auch unabhängig voneinander leben können, und zwar kann dann ein Einsiedler auf seiner Schale die Last von 5, 6, 7 Anemonen mit sich herumschleppen (Abb. 221). Diese ragen stolz in die Höhe, genießen wohl von den Abfällen des Mahls ihres Partners, aber vor allem haben sie von seiner ziemlich großen Beweglichkeit Nutzen, die sie in frisches Wasser und zu immer neuer Freßgelegenheit transportiert. Sie selber sind, wie auch die Adamsia palliata, vor den anderen Seeanamonen durch mächtige Verteidigungswaffen ausgezeichnet. Außer den Nesselkapseln an den Tentakeln und anderen Stellen der Körperoberfläche besitzen nämlich die Aktinien in ihrer Körperhöhle lange, mit zahllosen Nesselkapseln bewehrte Fäden, die sie durch den Mund und durch besondere Poren der Leibeswand ausschleudern können (vgl. Abb. 221). Diese sogenannten Akontien sind bei den symbiotischen Aktinien besonders lang, zahlreich und wirkungsvoll; auch werden sie schon auf geringe Reize hin oft ausgestoßen. Diese Verteidigungswaffen der Anemone dienen nun bei dem symbiontischen Verhältnis dem Einsiedlerkrebs ebenfalls, die Anemone verteidigt ihn mit. Und ihm schaden die Nesselkapseln nichts, ja sie haften nicht einmal an seiner Oberfläche. Eisig hat im Neapeler Aquarium beobachtet, wie ein Octopus (vgl. S. 158, 160), dieser eifrigste Verfolger der Krebstiere, einen Pagurus mit der Spitze eines seiner Arme aus der Schneckenschale herausholen wollte. Sofort stieß die Aktinie ihre Akontien aus, welche mit ihren Nesselkapseln auf der weichen Haut des Tintenfisches jedenfalls ein heftiges Brennen verursachten. Die Folge war, daß der Räuber den Einsiedler fahren ließ und sich von da an nicht mehr um ihn kümmerte.

Alle diese Beziehungen sind noch viel enger bei der Symbiose von Eupagurus Prideauxi mit der Adamsia palliata (Abb. 222). Beide werden in der freien Natur nie getrennt voneinander gefunden, nur wenn sie ganz jung sind, macht jedes von ihnen den Anfang seiner Entwicklung für sich durch. Von einem bestimmten Stadium wächst und gedeiht aber keines von beiden, ohne daß die Vereinigung stattgefunden hat. Der Eupagurus Prideauxi bewohnt immer Schneckenschalen, die für ihn zu klein sind, nur seinen Hinterleib umhüllen und den vorderen Teil seines Körpers freilassen. Den umhüllt die Aktinie, welche, sobald sie auf der Schneckenschale sitzt, ihre regelmäßige, zylindrische Aktinienform verliert (Abb. 222B). Sie hält stets ihren Tentakelkranz dicht hinter die Mundgliedmaßen ihres Einsiedlers, sitzt also an seiner bzw. der Schneckenschale, Unterseite. Stets ist nur eine Adamsia auf einer Einsiedlerbehausung vorhanden, und in ihrer normalen Stellung kann sie an den Nahrungsstücken, die der Eupagurus zwischen seinen Mundgliedmaßen festhält und benagt, gleich von hinten mitfressen. Bald nach der Festsetzung beginnen die Seitenteile ihres Körpers lappenförmig auszuwachsen und umgeben wie ein Mantel den Vorderteil der Schneckenschale (Abb. 222A u. B). Ja sie strecken sich über deren Umriß hinaus und umhüllen den herausragenden Teil des Krebskörpers. Und zwischen sich und dem Krebskörper scheidet nun die Aktinie eine Lamelle aus hornartig aussehender, organischer Substanz ab, welche die Schneckenschale vergrößert und ihr selber eine feste Unterlage darbietet (Abb. 222C).

Wie bei diesen Symbiosen beide Organismenarten aneinander angepaßt sind, das zeigt sich vor allem an dem gegenseitigen Verhalten der Partner. Der Krebs, seiner Aktinie beraubt, wird sehr unruhig und sucht sich ihrer oder einer neuen Partnerin zu bemächtigen. Er betastet und bearbeitet eine glücklich aufgefundene mit seinen vorderen Extremitäten, so daß sie von ihrer Unterlage sich loslöst; er pflanzt sie mit sorgsamen Bewegungen auf seine Schneckenschale über. Die Aktinie reagiert auf seine Berührungen nicht wie bei anderen Tieren durch brüske Kontraktionen oder Entladung der Akontien und sonstigen Nesselbatterien.

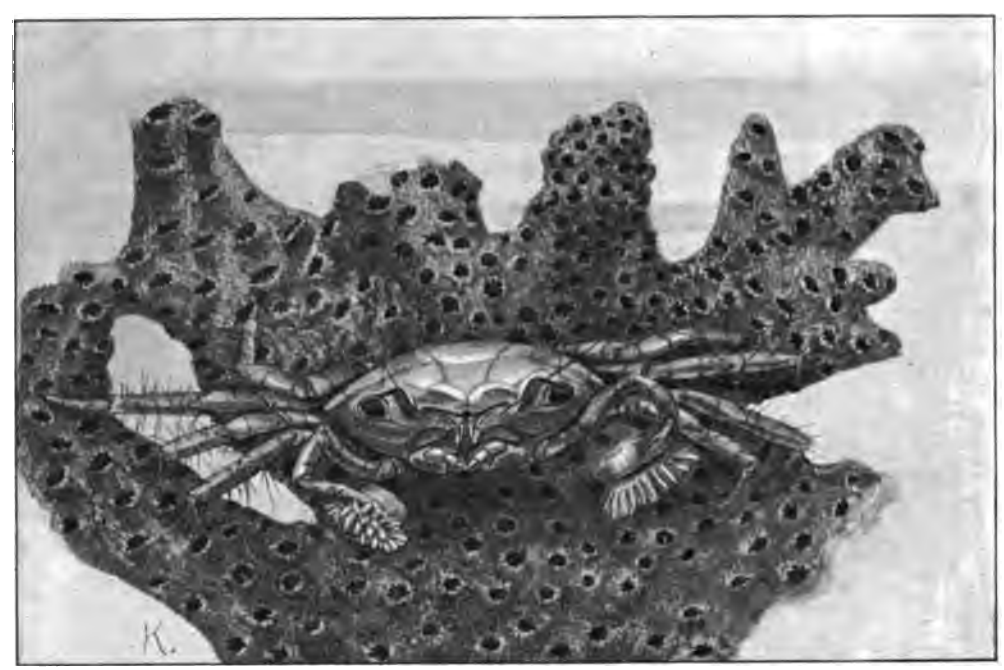


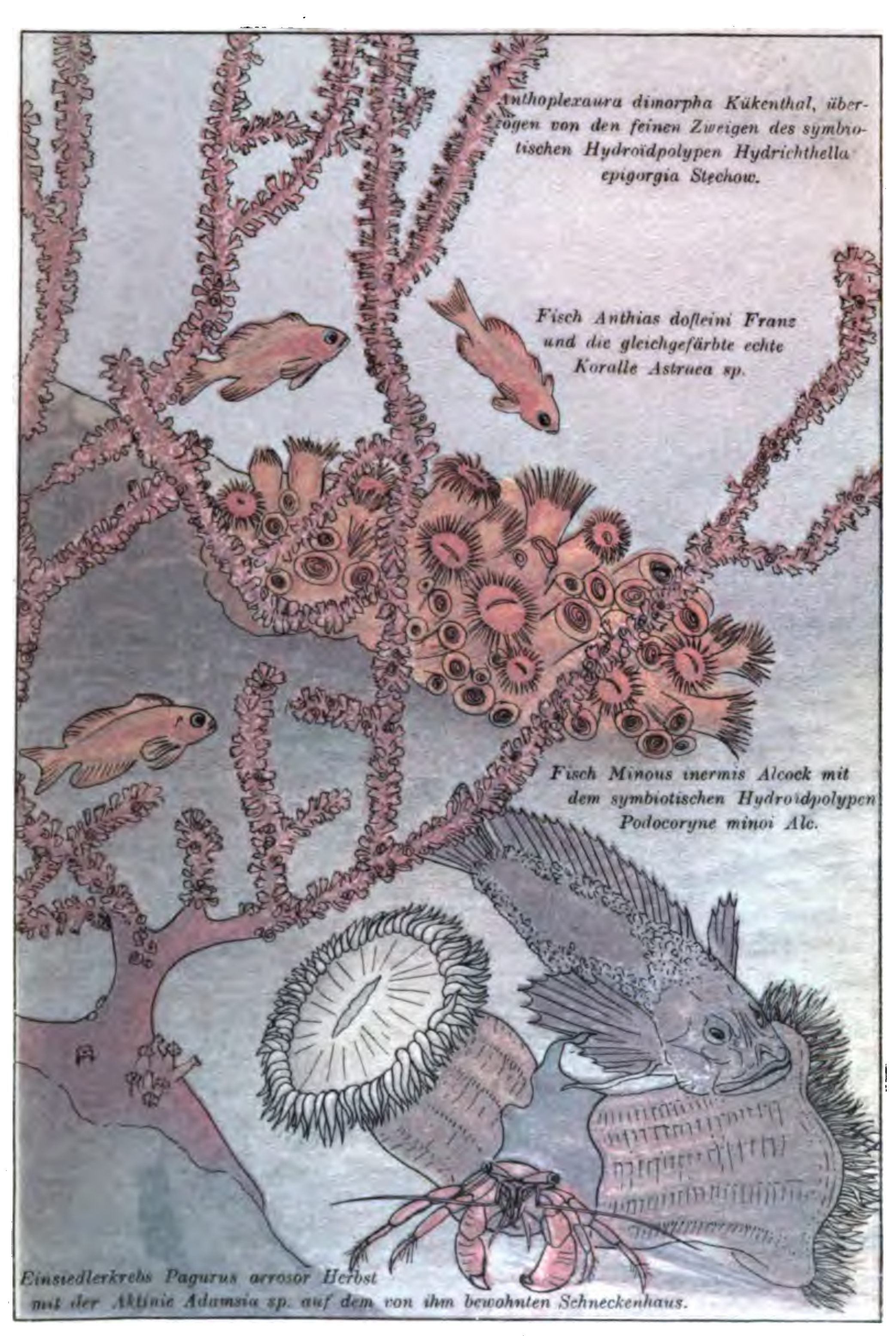
Abb. 223. Melia tesselata (Latr.) auf einer Riffkoralle (Madepora sp.) sitzend, in jeder Schere eine kleine Aktinie haltend. Vergr. 3mal. Orig. nach Skizze von Borradaile.

Sie kriecht eventuell sogar von selbst auf seine Schneckenschale hinüber. Die Einsiedler wechseln bei ihrem Wachstum auch die Schneckenschalen, indem sie zu klein gewordene verlassen und größere beziehen. Dann werden auch die Aktinien auf das neue Schneckenhaus übergepflanzt. Eupagurus Prideauxi wechselt übrigens viel seltener seine Behausung als die anderen Paguren, denn ihm baut ja seine Symbiontin das Haus weiter. Er und seine Adamsia halten auch in ihrem Körperwachstum in auffallender Weise Schritt.

Auf dem Rücken der Krabbe Hepatus chilensis M.-E. findet sich regelmäßig eine Aktinie Antholoba reticulata Couth., welche mit ihrer breiten Fußscheibe den Rücken der Krabbe fast bedeckt. Selten werden beide Arten allein gefunden. Werden sie künstlich getrennt, so kriecht nach Bürger die Aktinie von selbst wieder auf die Krabbe.

Diogenes edwardsi (d. H.) trägt seine Sagartia paguri Verr. nicht auf dem Schneckenhaus, sondern auf der äußeren Fläche der linken Scherenhand. Noch merkwürdiger sind die Beziehungen zwischen den Polydektinen, kleinen, Korallenriffe bewohnenden Krabben aus den Gattungen Polydectes, Lybia und Melia, welche in jeder Schere eine Aktinie festhalten und sie mit ihren Nesselbatterien als wirksame Verteidigungswaffe Feinden entgegenhalten. Speziell Melia tesselata (Latr.) (Abb. 223) ist von Moebius, Richters, Klunzinger, Borradaile untersucht worden; letzterer gibt an, daß die Krabbe eine Aktinie, die man ihr abgenommen hat, sofort wieder ergreift und zwischen ihren rechenförmigen Scherenfingern fest zusammengequetscht hält. Es handelt sich in diesem Fall also nicht um Symbiose, doch zeigt er die engen Beziehungen zwischen Krustazeen und Aktinien, welche die Voraussetzung für die Symbiose waren.

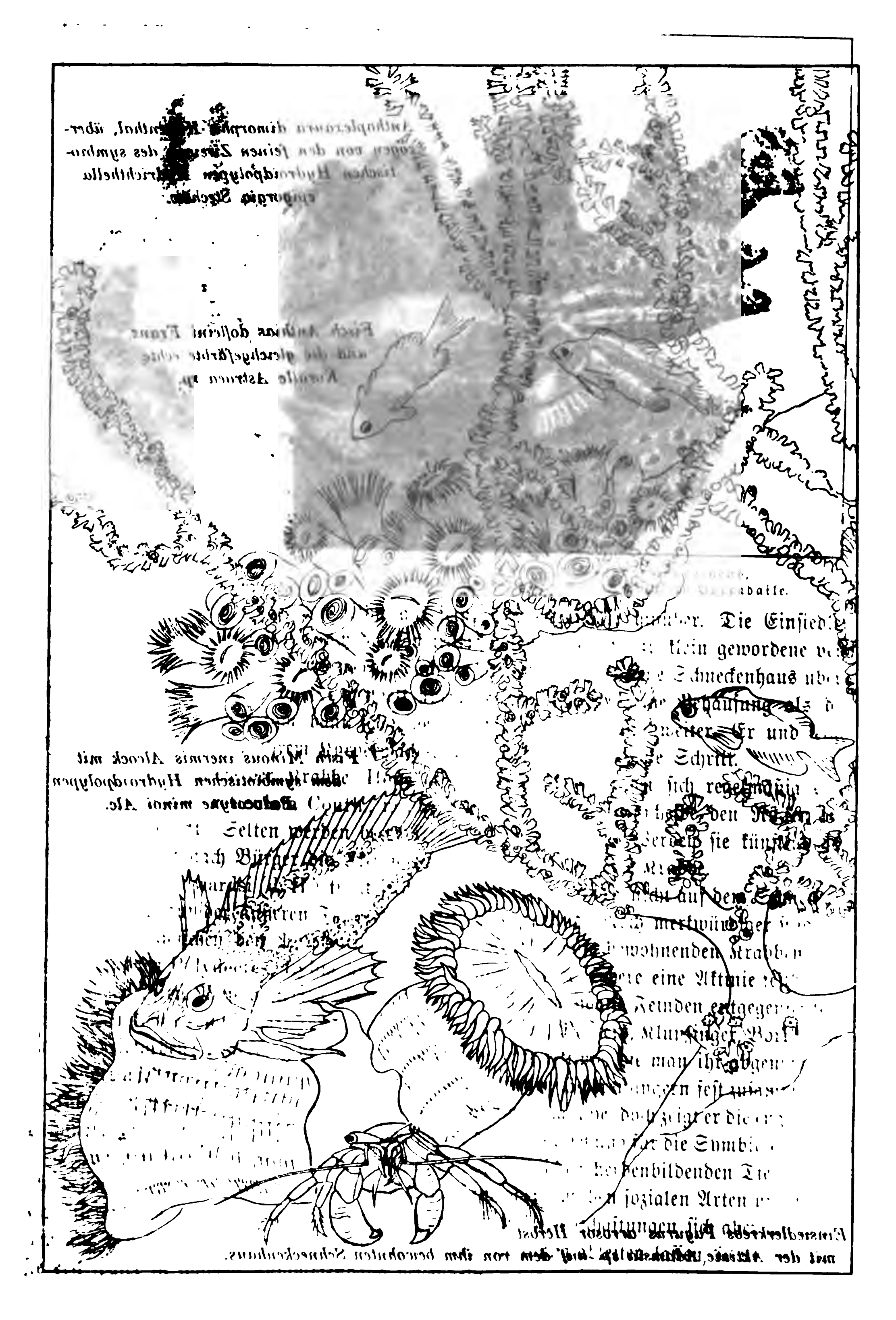
Von manchen Autoren werden auch Beziehungen zwischen herdenbildenden Tieren verschiedener Arten, z. B. Zebras, Gnus und Straußen, oder zwischen sozialen Arten und ihren Haustieren usw. als Symbiosen bezeichnet. Da diese Vergesellschaftungen sich aber am klarsten aus den Bedingungen der Herden- bzw. Staatenbildung ableiten lassen, so werden wir sie erst später in solchem Zusammenhang behandeln.



Symbiose bei Meerestieren.

Alle nach der Natur. [illegible] 15–50 m Tiefe.

Zu Tafel III





Symbiose bei Meerestieren.
Alle nach der Natur. Ostküste von Japan 15—50 m Tiefe.

16. Synoecie.

Synöken sind Tiere, welche mit anderen Arten in enger Gemeinschaft leben, ohne jenen zu schaden, sich selber aber zum Nutzen. Sie können aber zu diesem Zweck auf ihrem Wirt oder seinen Körperhüllen sitzen, sie können im Innern seines Körpers vorkommen oder nur in enger räumlicher Vereinigung mit ihm leben.

Im ersteren Fall spricht man von Epizoen oder Epöken. Wir haben sie vorhin schon erwähnt, um von ihnen ausgehend die Symbiose darzustellen. Wir sahen, daß Tiere zufällig auf anderen wohnen können, daß andere sehr regelmäßig in solchen Vereinigungen vorkommen. Im Falle gegenseitigen Nutzens kommt es zur Symbiose, wobei beide Tierarten Anpassungen aneinander zeigen. Aber auch bei den echten Epöken, welche nur zu ihrem eigenen Vorteil auf anderen Tieren leben und regelmäßig mit ihnen verbunden vorkommen, müssen vielfach gegenseitige Anpassungen vorliegen. Wir haben oben (S. 267) erwähnt, daß die festgewachsenen Epizoen auf Tieren mit lebender, weichhäutiger Oberfläche viel seltener vorkommen als auf solchen, die nach außen von einem Panzer oder einer Schale aus toter Substanz überzogen sind. Daß trotzdem manche Formen auf weichhäutigen Oberflächen lebender Tierkörper leben, muß in besonderen Zusammenhängen begründet sein.

Als ich im Jahre 1904 im Japanischen Meer biologische Untersuchungen machte, sank mir ein kleiner Dampfer, den ich für meine Arbeiten gemietet hatte. Er wurde wieder herausgeholt und kam nach etwa 3 Wochen wieder an die Oberfläche In der Zeit, als er sank, war das Meer von ungezählten Milliarden der Larven von Seepocken (Balaniden) erfüllt. Diese pflegen sich nach einem freien Larvenleben auf allen möglichen Gegenständen am Meeresboden niederzulassen. Als mein Schiff wieder gehoben wurde, war es über und über von den kleinen weißen Schalen der Seepocken bedeckt, die in der kurzen Zeit es ganz überzogen hatten, so daß man auf den ersten Blick meinte, es sei von Seesalz inkrustiert. Auch auf allen Balken, auf Steinen, Felsen, auf Schneckenschalen mit und ohne lebenden Inhalt, auf Krebsen, auf Korallenstöcken usw. fand man zu jener Zeit unzählige junge Seepocken. Aber man fand keine auf den Fischen, den nackten Mollusken, den Seewalzen und allen Stachelhäutern, auf Medusen und Polypen und allen anderen Tieren mit weicher Oberfläche.


Abb. 224. Kolonie junger Miesmuscheln Mytilus edulis L. auf einem Holzstück. Adria. Nat. Gr.

Die lebende Haut dieser Tiere muß also Widerstandskräfte entfalten, welche im allgemeinen das Festsetzen von Epizoen verhindern. Und doch gibt es solche, welche befähigt sind, diese Widerstandskräfte zu überwinden. So hat man in den letzten Jahren eine ganze Reihe von Hydroidpolypen kennen gelernt, welche von keinem anderen Ort bekannt wurden als von der Haut bestimmter Fischarten. Stylactis minoi Alc. überzieht in ganzen Rasen die Haut, besonders die Bauchseite des Skorpnäiden Minous inermis Alc. aus dem In-

dischen Ozean. Ich habe im Japanischen Meer unter ganz entsprechenden Umständen eine Stylaktisart auf einem nahe verwandten Minous gefunden (vgl. Farbentafel III). Eine ähnliche Kombination ist aus Kalifornien beschrieben worden.

Schon seit langer Zeit kennt man jene eigenartigen Cirripedien, die unter dem Namen von Walpocken auf der Haut der Wale gefunden werden. Es sind dies Arten aus den Gattungen Coronula, Tubicinella usw. Sie sitzen von Wucherungen umwallt oft tief in der Haut ihrer Wirte (vgl. Abb. 225). In ähnlicher Weise leben Chelonobia und Conchoderma auf Seeschildkröten, Alepas auf Haifischen und Seeschlangen. Hier wären auch jene Muscheln zu erwähnen, die wie Modiolaria in dem Zellulosepanzer der Seescheiden (Ascidia, Phallusia) tief eingewachsen sitzen, so wie das Vulsella- und Crenatula-Arten im Körper lebender Schwämme tun. In der Haut von Süßwasserfischen kommen Asseln (Ichthyoxenus) aus der Familie der Cymothoiden vor, die paarweise in tiefen Einstülpungen der Bauchwand ihres Wirtes stecken, wobei eine starke Gewebewucherung und wohl auch eine Schädigung des Fisches stattfindet.

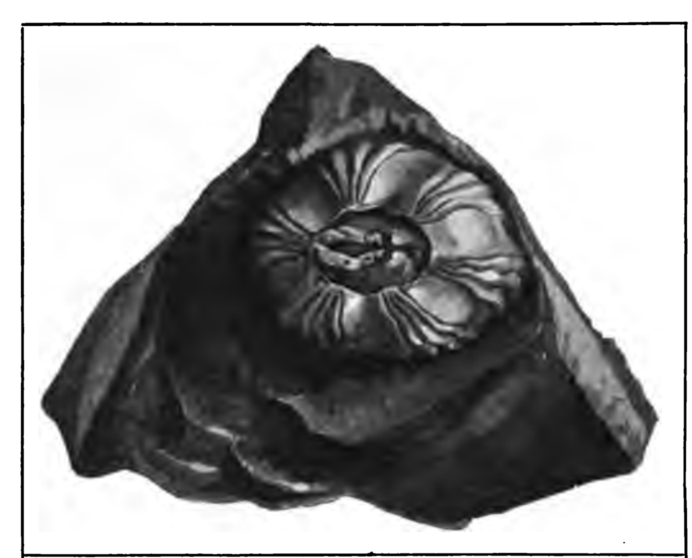


Abb. 225. Coronula diadema L. in einem Stück der Haut eines Wales.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Als Synöken im engeren Sinn bezeichnet man Tiere, die sich regelmäßig in engster Nachbarschaft anderer Tiere aufhalten, indem sie dessen Wohnaufenthalt mit benutzen. So findet sich in dem Schneckenhaus, welches Pagurus striatus bewohnt, sehr regelmäßig ein Ringelwurm Nereilepas furcata, welcher da neben Muscheln aus der Gattung Anomia genügend Raum findet. Auch bei anderen Tieren, welche Röhren und Gehäuse bewohnen, wird der Schutz derselben von anderen Arten mit benutzt. Harmothoë sarniensis, ein Ringelwurm, lebt in der Röhre einer andern Art Chaetopterus insignis, Antinoe nobilis bei Terebella nebulosa. Die den Muschelwächtern (s. S. 279) verwandte Krabbe Pinnixa chaetopterana Stps. findet sich bei Chaetopterus pergamentaceus, Pinnixa cylindrica Say bei Arenicola cristata. In den Röhren von Chaetopterus kommt nach Fritz Müller auch eine kleine Galatheide Porcellana creplini paarweise vor, während Polyonyx cometes nach Walker die Siphonen der Röhrenmuschel Aspergillum bewohnt. Bei solchen Tieren ist es möglich, daß sie von den Nahrungsabfällen ihres Quartiergebers mit zehren.

Eine Anzahl anderer Tiere genießen aber in dem Wohnraum ihres Wirtes nur Schutz und Zuflucht, die Bedingungen, welche beide Tierarten zusammenführen, sind dann immer von besonderer Art, und es ist etwas gekünstelt, sie mit den hier erörterten Genossenschaftsbildungen zusammenzustellen, welche stets Stoffwechselinteressen zur Grundlage haben. Doch seien sie erwähnt, da ohnehin Schutzgenossenschaften und Ernährungsgenossenschaften sich nicht scharf voneinander trennen lassen.

Es ist wohl nicht nur durch das Bedürfnis hervorgerufener Zufall, sondern instinktartige Gewohnheit, welche die neuseeländische Brückenechse (Hatteria (Sphenodon) punctata) veranlaßt ihre Höhlennester mit Sturmvögeln (Procellaria) und Sturmtauchern (Puffinus) zu teilen. Es sind stets die Echsen, welche die Höhlen bauen, die im Innern erweitert sind, und in denen stets die Vögel die linke, die Echse die rechte Seite bewohnen sollen. Nach J. von Haast duldet letztere ohne weiteres die Vögel und ihre Brut, während sie keine ihrer Artgenossen in die Höhle läßt; vielmehr versperrt sie mit ihrem dicken Kopf den engen Zugang. Die Höhleneule Speotyto findet sich in einer Art in Nordamerika mit dem Präriehunde (Cynomys) und oft Klapperschlangen im selben Bau, doch auch bei Ratten und Erdhörnchen (Spermophilus), während eine südamerikanische Art in den Pampas die Wohnhöhlen der Viscachas, ja selbst der Armadillos und großer Eidechsen teilt. Die Klapperschlangen sind übrigens nur für die alten Präriehunde friedliche Gäste, während sie die Jungen oft auffressen. Mehr gelegentlicher Art dürfte das gemeinsame Vorkommen von Dorneidechsen (Uromastix) und Mungos in den Höhlen der afrikanischen Klippdachse (Hyrax) sein.

Als **Paröken** werden Tiere bezeichnet, welche in der Nachbarschaft einer anderen Art regelmäßig vorkommen, von der sie einen Nutzen erfahren; meist können sie ihren Gastfreund verlassen, und es finden sich sehr verschiedene Grade der Beziehungen zwischen derart verbundenen Tieren. So findet man ziemlich regelmäßig unter den Schirmen großer Quallen, im Schutz ihrer nesselnden Tentakel, Jungfische aus verschiedenen Gattungen. In der Nordsee findet man so nach Collet und Lunel und Sars bei Cyanea, Crambessa und Aurelia junge Dorsche (Gadus) von 3 cm Länge und Caranx melampygus, im Mittelmeer und Atlantischen Ozean bei den Rhizostomeen junge Caranx trachurus, Amphiprion, Skomberiden, Skorpäniden. Sie schwimmen mit großer Vorsicht zwischen den Tentakeln durch und sind wohl da selbst geschützt vor manchen Verfolgern. Doch scheint es mir wahrscheinlich, daß physiologische Zusammenhänge besonderer Art es sind, welche sie unter die Medusenglocke führen. Auch ist beobachtet worden, daß sie die Mundarme ihres Gastgebers benagen und Teile davon abfressen. Nach Sars fressen sie auch an jenen sitzende parasitische Krebse. Semon beobachtete in Amboina junge Fische (Caranx auratus) unter der Glocke einer Meduse (Rhizostomide), die sie durch Stöße in einer Richtung fortzutreiben suchten. An der Küste von Neu Südwales hat man zwischen den mörderischen Nesselbatterien der Senkfäden von Physalia regelmäßig Scharen (6—10 Exemplare) von Nomeus gronovii, einem kleinen Fisch aus der Familie der Stromateiden, beobachtet. Beide Arten sollen sich gegenseitig keinen Schaden zufügen; die Fische halten sich so sehr zu den sie wohl beschützenden Staatsquallen, daß sie unter jenen gefunden werden, wenn die Strömung sie an den Strand wirft.

Enger sind die Beziehungen mancher Fische zu festsitzenden Nesseltieren. Im Japanischen Meer konnte ich einen kleinen Serranus beobachten, der sich stets zwischen die Kelche eines prachtvoll orangerot und gelb gefärbten Korallenstocks aus der Gattung Astraea zurückzog und ihre Umgebung nicht verließ, so daß er leicht mit den Korallen gefangen wurde. Dieser Fisch trug noch dazu die Uniform seiner Beschützerin, so daß er zwischen ihren Polypen infolge seiner schützenden Färbung kaum erkennbar war (Taf. III). Glyphidodon anabantoides, ein Pomacentride der Andamanen, hat ebenso die Gewohnheit, sich zwischen den Riffkorallen zu verbergen, und wird mit ihnen von den Tauchern heraufgebracht.

Auch mit einzellebenden Aktinien hat man Fische nicht selten in enger Gemeinschaft beobachtet. Kent, Sluiter, Weber u. a. haben festgestellt, daß im malaischen Archipel der 8—9 cm lange Fisch Amphiprion percula aus der Familie der Pomacentriden stets in

Gesellschaft der großen Riffanemone Discosoma vorkommt. Er flüchtet sich zwischen deren Tentakel, ja er schwimmt unbelästigt bis in die Magenhöhle hinein. Der Fisch findet bei der Aktinie außer Schutz wohl auch Anteil an der Nahrung. Er soll ihr vor allem durch seine Bewegungen frisches Atemwasser zuführen, auch wird vermutet, daß er durch seine grelle Färbung (Zinnoberrot mit drei weißen Transversalbinden) Beutetiere anlockt; es soll auch beobachtet worden sein, daß er Nahrung bis auf ihre Mundscheibe heranschleppt und sie ihr in den Mund steckt. Jedenfalls handelt es sich hier um weitgehende Anpassung zweier Arten, die schon an echte Symbiose erinnert. Es leben noch andere Fische mit Aktinien in Gemeinschaft, so im indopazifischen Ozean die jungen Premnas biaculeatus, Amphiprion bifasciatus bei den Andamanen u. a.

Die Massen festsitzender Nesseltiere, welche auf Korallenriffen vereinigt sind, bilden mit ihren Nesselkapseln, mit dem Gewirre ihrer Zweige und Äste, mit den Höhlen in ihrem toten und wachsenden Kalkskelette eine Menge von Schlupfwinkeln für unzählige Tiere. Nicht wenige davon sind so an dies Vorkommen gebunden, daß sie als Paröken der Korallen bezeichnet werden können und dies durch allerhand Anpassungen dokumentieren. Fische, Krebse, Schnecken und Muscheln, Würmer, Seesterne und Seeigel von auffallendster Färbung und zum Teil höchst seltsamen Formen leben in diesen unterseeischen Blumengärten und erhöhen den Zauber ihres Anblicks. Sie können ohne Schaden so auffallend aussehen, denn sie können vor allen großen, gut sehenden und rasch beweglichen Feinden, vor allem Haien, Knochenfischen und Tintenfischen, sich in das Gewirre der Korallenstöcke zurückziehen. Viele der buntesten Fische der Welt, die mit Vögeln und Schmetterlingen an Farbenpracht wetteifern, findet man auf den Korallenriffen, und die grellgezeichneten kleinen Krabben aus der Gattung Trapezia kommen nur hier vor.

Umgekehrt lassen sich manche Tiere, welche selbst recht gut beweglich sind, von Fischen und anderen größeren Tieren umhertragen oder leben in enger Gemeinschaft mit solchen. Gewisse pelagische Krabben, wie Planes minutus L., heften sich den Seeschildkröten in der Nähe der Schwanzregion an und lassen sich so transportieren. Sie sind aber durchaus nicht auf die Seeschildkröten angewiesen, sondern heften sich auch an andere Tiere, an Sargassokraut usw. So sind auch die eigentümlichen Fische, die man als Schiffshalter bezeichnet, Echeneis remora und naucrates, nicht an bestimmte Arten gebunden. Sie heften sich mit einer eigenartigen Saugscheibe, die Kopf und Vorderrücken bedeckt, an die Unterseite von Haien, großen Fischen, Seeschildkröten, aber auch von Schiffen. Daß sie dabei nicht nur die Transportgelegenheit benutzen, geht aus einer Beobachtung Semons hervor, an dessen Boot in der Torresstraße eine Anzahl dieser eigenartigen Tiere sich angeheftet hatte. Wenn etwas Genießbares über Bord geworfen wurde, so stürzten sie sogleich hervor, um sich des Brockens zu bemächtigen; dann suchten sie ihren Platz am Boden des Schiffes wieder auf. So werden sie es auch bei den großen Seetieren machen, deren Begleiter und Tischgenossen sie offenbar sind; sie fangen sich aber auch lebende Beute aus den von jenen aufgetriebenen Fischscharen heraus. Es ist wohl anzunehmen, daß der Lotsenfisch oder Pilot (Naucrates ductor L.) zum gleichen Zweck die Haie begleitet, in deren Gesellschaft er sich stets findet, an die er sich aber nicht festzuheften vermag; dagegen ermöglicht es ihm seine gute Schwimmfähigkeit, mit ihnen Schritt zu halten. Nach Meyen soll er übrigens den Kot der Haie fressen, was nicht mit den Magenuntersuchungen in Einklang steht; diese ergaben vielmehr kleine Fische und Fischreste.

Als Paröken kann man schließlich auch Tiere bezeichnen, welche wie der Bootsschwanz (Quiscalus versicolor) und andere Sperlingsvögel, ja selbst Nachtreiher im Reisig des

Nestes des amerikanischen Seeadlers (Pandion haliaëtus Cuv.) ihre Nester oft in größerer Zahl bauen. Auch beim Sekretär (vgl. S. 146) finden sich solche Nistgäste in den Wänden des Nestes, welche von dem Schutz profitieren, den die Nachbarschaft des sie schonenden kraftvollen Räubers gewährt.

Nicht ganz klar sind die Beziehungen einiger Vögel zu anderen großen Wirbeltieren, welche sie, wie vielfach angenommen wird, vor drohenden Gefahren warnen. Meist genießen solche Vögel irgendeinen Vorteil bei ihrem Genossen, suchen z. B. ihre Nahrung an seinem Körper, indem sie ihn von Ungeziefer befreien, und werden daher von ihm geduldet. Da sie wie die meisten Vögel vorsichtige Tiere mit guten Sinnen sind, so mögen sie oft eine Gefahr zuerst wahrnehmen und so ihrem Genossen nützen. Doch wird wohl kaum in diesem Verdienst eine der Ursachen für das Bündnis der beiden Tierarten zu erblicken sein.

Herodot schon hat von einem Vogel berichtet, der dem Krokodil Ägyptens in den aufgesperrten Rachen krieche und ihm Speisereste und Ungeziefer zwischen den Zähnen heraushole. Es ist in neuerer Zeit bestätigt worden, daß ein kiebitzähnlicher Vogel (Hoplopterus armatus) dem Krokodil wirklich diesen Freundschaftsdienst erweist; das Krokodil sperrt lange das Maul auf, und wenn es dasselbe auch einmal schließt, so läßt es seinen kleinen Freund doch wieder unverletzt heraus.

Der Rhinozerosvogel (Buphaga africanus), ein Verwandter der Stare, sucht ähnlich wie diese gern die Gesellschaft von Herdentieren auf. Man sieht ihn dann auf dem Rücken dieser Tiere herumlaufen und die Zecken und anderes Ungeziefer absuchen. Neuerdings haben aber diese Tiere, die wohl ursprünglich diese Dienste Dickhäutern zu leisten pflegten, auf dem zahmen Herdenvieh der Ansiedler angefangen, Wunden in die Haut zu hacken und Blut zu schlürfen. Auch von Reihern wird berichtet, daß sie sich oft in ganzen Scharen auf dem Rücken der afrikanischen Elefanten niederlassen, um da Insekten zu holen.

An die Vereinigung der Schiffshalter und Piloten mit den Haien erinnert die Beziehung eines Bienenfängers (Merops nubicus) in Ostafrika zur großen Haubentrappe (Eupodotis kori). Nach A. Neumann reitet er gravitätisch auf deren Rücken, um die Insekten zu fangen, welche vor ihr auffliegen. Er soll ganz regelmäßig auf dem Hinterteil ihres Rückens gefunden werden, wenn er auch gelegentlich auf Schafen, Ziegen und Antilopen reitet.

Schließlich wäre noch eine Gruppe von Synöken zu unterscheiden, welche durch manche Anpassungen besonderer Art von den bisher besprochenen drei Gruppen abweichen. Es sind dies die Entöken, die Bewohner offener von außen zugänglicher Körperhöhlen ihrer Wirte. Obwohl viele von ihnen ihren Wirten keinen erkennbaren Schaden zufügen, sind sie doch durch unmerkliche Übergänge mit den echten Parasiten verbunden.

Da wären zunächst jene Tiere zu erwähnen, welche in den Hohlräumen und Kanalsystemen der Schwämme leben. Die größeren Höhlungen in Schwammkörpern entsprechen fast ausschließlich den abführenden Öffnungen derselben. Daher können die betreffenden Entöken kaum von dem von den Schwämmen herbeigestrudelten Nahrungsstrom profitieren. Sie ernähren sich vielmehr von den Schlamm- und Detrituspartikeln, welche auf den Schwammkörper und in seine Höhlungen von oben herabgesunken sind, oder sie strudeln sich selbst ihre Nahrung in die von ihnen bewohnten Höhlen hinein, oder schließlich, was gar nicht so selten vorkommt, sie fressen Teile des Schwammkörpers selbst. Im letzteren Fall sind sie nicht mehr als harmlose Entöken zu bezeichnen. Da aber für die meisten Formen die Ernährungsweise noch nicht im einzelnen studiert ist, so sollen alle in Betracht kommenden Typen hier gemeinsam erörtert werden.

Sehr häufig finden sich in Schwammkörpern Kolonien von Hydroidpolypen sowie Aktinien. Besonders letztere sind vielfach blaß, farblos, wie wir das später für echte Parasiten als typisch kennen lernen werden. An denselben Orten finden sich zahlreiche Arten von polychaeten Anneliden, Ringelwürmern, die zum Teil die Schlupfwinkel in den Schwämmen nur benutzen, um von da aus auf Raub auszugehen, zum Teil aber auch dauernd an ihren Aufenthalt gebunden sind. Hier sind vor allem die zahlreichen Nereiden zu erwähnen; viele jener Formen, deren eigenartige Fortpflanzungsverhältnisse, Bd. I, S. 512 und Bd. II, S. 235 erörtert wurden, leben in Schwämmen oder in den Gerüsten der Korallenblöcke. Die knospende und sich verästelnde Syllis ramosa lebt in dem Glasschwamm Carterius, der Palolowurm (Eunice viridis) in Korallen usw. Zahlreiche Schlangensterne wohnen in den Hohlräumen großer Schwämme. Vor allem finden sich dort aber viele Krebsarten, und zwar auch manche höhere Krebse. So hat der garneelenartige Krebs Typton spongicola seinen Namen daher, daß er stets in Hohlräumen des Kieselschwammes Geodia gefunden wird.

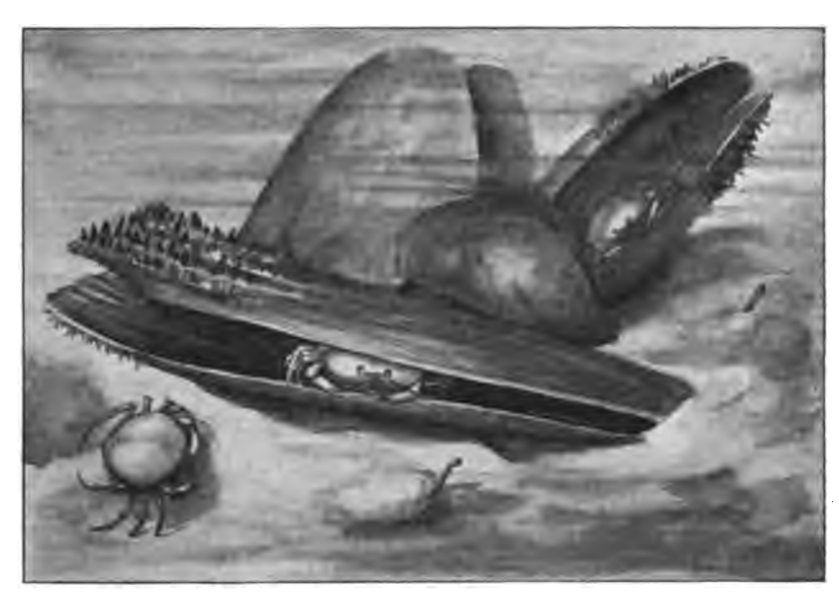


Abb. 226. Der Muschelwächter Pimotheres veterum L. in der Steckmuschel Pinna nobilis L.
Verkl. 1/2. Orig. nach der Natur. Exemplar von der Bucht von Triest.

Wie manche der gleich zu besprechenden Formen ist er in seinem Aufenthaltsort durch Wachstumsvorgänge des Schwammkörpers, auch infolge seines eigenen Wachstums, geradezu eingeschlossen. Das gleiche gilt für zahlreiche Alpheusarten, welche oft auch vom Schwammkörper fressen. In den feinen Gitterkäfigen, welche von manchen Glasschwämmen dargestellt werden, sitzen, meist paarweise, dekapode Krebse eingesperrt, bei Euplectella-Arten Spongicola venusta d. H., bei Farrea Eiconaxius. Dekapode Krebse sind es auch, welche von Riffkorallen in gallenartigen Wucherungen eingeschlossen werden, so daß zu ihnen nur durch schmale Spalten Atemwasser und Nahrung gelangen kann. Und trotzdem sind sie auf den Riffen des Indopazifik so häufig, daß jede Korallensammlung aus jenen Gebieten Exemplare von solchen „Gallen" aufweist. Die Krebse gehören zu den Gattungen Cryptochirus Hell. und Hapalocarcinus Stm. (H. marsupialis Stm.), von denen erstere nach Semper auf den Korallengattungen Trachyphyllia, Goniastraea und anderen massigen Formen vorkommt, während letztere verästelte Formen, wie Poecillopora, Stylophora und Seriatopora, bevorzugt. An solche Gallenbildungen erinnern auch die Verwachsungen, welche die Schnecke Rhizochilus antipathum mit den Hornkorallen aus der Gattung Antipathes verbinden, so daß sie zum sessilen Leben gezwungen ist.

Wo bei höheren, größeren Meerestieren Hohlräume im Innern des Körpers sich befinden, die von frischem Atemwasser durchströmt werden, da suchen alle möglichen Krebsarten eine Zuflucht. In den Kiemenhöhlen der Seescheiden kommen den Kopepoden zugehörige Krebschen mit merkwürdigen blattartigen Verbreiterungen des Rückens vor, die Notodelphyiden, welche wohl schon den Übergang zu parasitischer Lebensweise anbahnen. An diesem Ort kommen auch kleine Garneelen (Pontonia) vor.

Ganz besonders eigenartig sind die Lebensgewohnheiten der „Muschelwächter". Es sind dies kleine Krebse aus verschiedenen Gruppen, besonders Krabben aus der Familie der Pinnotheriden, doch auch Pontonien, selbst Flohkrebse (Gammariden). Die Pinnotheriden sind eine artenreiche Familie, deren freilebende Glieder in Löchern und Höhlungen, auch in Korallen und Annelidenröhren sich aufhalten (vgl. Pinnixa usw. S. 274). Sehr viele Arten sind aber Entöken mit eigenartigen Anpassungen geworden. Allein von der Gattung Pinnotheres kommen ein paar Dutzend Arten in Muscheln der verschiedensten Meere vor, in Placuna, Lima, Pecten, Meleagrina, Mytilus, Modiola, Pinna, Arca, Pectunculus. Tridacna, Tapes, Solen, Venus, Ostrea, Pholas usw. Ähnlich leben die Krabben der Gattungen Durckheimia, Xanthasia, Fabia, Ostracotheres, Conchodytes usw. Vielfach sind einzelne Arten auf eine oder einige Arten von Wirten beschränkt. So findet sich die bekannteste Art, Pinnotheres veterum L., von der schon die antiken Schriftsteller berichteten, im Mittelmeer in Pinna, in England auch in Modiola und Ostrea. Die nah verwandte Art P. pisum L. lebt in Ostrea, Mytilus, Modiola und Cardium. Pinnotheres ostreum wird an der ostamerikanischen Küste frei und in der Auster (Ostrea virginiana) gefunden. Alle diese Formen sieht man, wenn die Muschel ihre Schalen weit geöffnet hat, zwischen den Mantelfalten der Muschel hervorschauen und gelegentlich auch herausmarschieren. Naht eine Gefahr, so zieht sich die Krabbe hastig ins Innere der Muschel zurück, die dann alsbald ihre Schalen schließt. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß letztere der Warnung ihres Wächters bedarf, wenn er ihr auch manchmal von Nutzen sein mag.

Andere Arten bewohnen Darmteile von Echinodermen, die im Dienst der Respiration stehen, deswegen nach außen mit weiter Öffnung kommunizieren und einen lebhaften Wasserwechsel unterhalten. Bei Seesternen und Seeigel halten sich manche Arten außen in der Nähe des Afters oder im Innern des Enddarms auf, eventuell in Aussackungen desselben, wie z. B. Pinnaxodes chilensis (M.-E.) bei Strongylocentrotus gibbosus, einem chilenischen Seeigel. Meist findet man im Enddarm des Wirts nur Weibchen. In den Kloaken und Wasserlungen von Holothurien kommen mehrere Pinnotheriden vor, so Pinnixa-Arten bei Stichopus und Holothuria (ferner, um nur einige Beispiele zu nennen, Pinnotheres holothuriae Semper in Stichopus variegatus, P. semperi Bürger in Holothuria fuscocinerea usw.); bei Holothurien finden sich am gleichen Ort kleine bunte Schwimmkrabben aus der Gattung Lissocarcinus.

Bei den großen Holothurien oder Seewalzen (wie z. B. im Mittelmeer Holothuria tubulosa, Stichopus regalis) findet sich in den Wasserlungen gar nicht selten ein sehr eigenartiger Gast. Es ist dies ein kleiner schlanker Fisch aus der Gattung Fierasfer oder ihren nahen Verwandten. Die Mittelmeerform, die Emery im Neapeler Aquarium genauer beobachtet hat, mißt etwa 8—12 cm Länge, ist fast durchscheinend, pigmentarm und hat spitzen Kopf wie spitzen Schwanz. Der ganze Körper, auch die Flossen sind geschmeidig und weich. Das Tierchen kann man mit dem Kopfende die weitgeöffnete Afteröffnung der Holothurie suchen sehen, worauf es sich herumdreht und mit dem Schwanz voraus in die Kloake und von da in die Wasserlunge schlüpft. Man findet ihrer in freier Natur in einer Holothurie

bis zu dreien, doch im Aquarium konnte man gar sieben hineinschlüpfen sehen, was oft zu Beschädigungen der Holothurie führte. Der kleine Fisch benutzt die rhythmische Atembewegung der Holothurie, um durch die weitgeöffnete Pforte einzudringen, und die Seewalze, welche sonst bei Reizung sofort bereit ist, ihre Wasserlungen und ihren Darm auszuspucken, reagiert gar nicht auf ihn. Er verläßt ihren After, um seine Nahrung einzufangen, die aus kleinen Krustazeen besteht. Die Seewalze bietet ihm also nur schützendes Obdach und in diesem geeignetes Respirationswasser. Die Fierasferiden sind übrigens nicht ausschließlich auf die Gastfreundschaft der Seewalzen angewiesen. Eine japanische Art lebt in den fünfeckigen, hochgewölbten Körpern der Seesterne aus der Gattung Culcita, und Fierasfer dubius von der Panamaküste verkriecht sich in der Perlmuschel (Meleagrina margaritifera), in deren Schalensubstanz gelegentlich ein abgestorbenes Exemplar des Fisches, vollkommen in Perlmuttersubstanz gebettet, gefunden wurde.

Der Übergang zum Parasitismus wird durch einige kleine Fischarten angedeutet, welche in der Kiemenhöhle größerer Fische leben. In den südamerikanischen Flüssen kommt ein bis zu 2 m langer Wels Platystoma coruscans vor, in dessen Kiemenhöhle sich eine andere sehr kleine Welsart findet (Stegophilus insidiosus), welche dort aus den Kiemen Blut saugt. Ähnlich leben Vandellia und Cetopsis-Arten in Südamerika sowie in unseren Meeren aalartige Formen (Ophichtys, Apterichthys), welche beim Seeteufel (Lophius piscatorius L.) vorkommen, ihn aber wohl nicht schädigen. Die 6 cm lange Vandellia cirrosa soll im Amazonenstrom, durch den Urin angezogen, badenden Männern in die Harnröhre eindringen und infolge der entgegenstehenden Flossenstrahlen, nicht mehr herauszuziehen sein. Ich kann keine Bestätigung dieser Angabe in der Literatur finden, doch wird allgemein angegeben, daß die Eingeborenen sich beim Baden durch ein vorgebundenes Stück Kokusnußschale schützen.

17. Parasitismus.

Ein Parasit ist ein Organismus, welcher einem anderen, seinem Wirt, lebende Substanz oder fertige Nährsäfte entzieht, indem er dabei dessen Körper auf kürzere oder längere Zeit bewohnt.

Ein großer Teil der Arbeit, den jeder freilebende Organismus für die Zwecke der Nahrungsbeschaffung leisten muß, wird von dem Parasiten seinem Wirt überlassen. Er erwirbt sich seinen Lebensunterhalt nicht selbst, sondern unterschlägt oder stiehlt einem anderen Organismus die zu seiner Bestreitung notwendigen Substanzen. Manche fressen direkt Teile der Leibessubstanzen des Wirtes, die meisten aber entziehen ihm Körpersäfte. Während Raubtiere, auch wenn sie viel kleiner sind als ihr Opfer, dasselbe sofort töten, wenn sie es zu überwältigen vermögen, erlauben die Schädigungen, die von Parasiten verursacht werden, dem Wirt eine längere oder kürzere Zeit weiterzuleben. Ja viele Formen töten ihren Wirt überhaupt nicht, fügen ihm überhaupt keinen das Leben bedrohenden Schaden zu. Das Schmarotzertum ist also durch die Art der Nahrungserwerbung und die Beziehungen, welche dieselbe zwischen den Parasiten und anderen Organismen verursacht, charakterisiert.

Die früher erörterten Ernährungsgemeinschaften der Tiere leiten auf vielen Linien zum Parasitismus hin. Bei vielen Blutsaugern, kleinen Raubtieren, bei Epöken und Entöken, ja selbst bei manchen Saprozoen ist es oft kaum mit Sicherheit zu unterscheiden, ob sie schon Parasiten sind oder noch nicht als solche bezeichnet werden können. Die Schwierigkeit ist noch dadurch vermehrt, daß es ziemlich viele fakultative Parasiten gibt, d. h. solche, welche nur gelegentlich in anderen Tieren schmarotzen, welche aber die Fähigkeit haben, sich auch

in der freien Natur zu erhalten. Andere Tierformen schmarotzen nur während eines Teils ihres Lebens, während sie den anderen Teil in vollkommener Unabhängigkeit bei ganz anderer Ernährung verbringen. Die verwirrende Fülle der Erscheinungen des Parasitismus wird nicht zum wenigsten dadurch bewirkt, daß Tiere aus fast allen größeren Gruppen des Tierreichs zu Parasiten geworden sind, wie ein flüchtiger Überblick uns jetzt zeigen soll.

Parasiten gibt es unter den Cölenteraten nur ganz wenige, unter den Echinodermen und Tunikaten fehlen sie ganz. Sonst ermangeln sie keiner Tiergruppe, nicht einmal den Wirbeltieren. Welche große Bedeutung die parasitischen Protozoen besitzen, das ist erst im letzten Jahrzehnt voll erkannt worden. Seither weiß man, daß Amöben, Flagellaten, Sporozoen und Ciliaten nicht nur als Schmarotzer zu leben, sondern als gefährliche Krankheitserreger Mensch und Tiere aufs empfindlichste zu schädigen, ja selbst zu töten vermögen.

Daß unter den Würmern sich zahlreiche Schmarotzer befinden, weiß jeder Laie; ja, wenn von Würmern die Rede ist, denkt er wohl meistens an Bandwürmer, Spulwürmer, Trichinen oder ähnliche Schmarotzer des Menschen. Unter den Gliederfüßlern werden wir niedere und höhere Krebse als zum Teil hoch angepaßte Parasiten kennen lernen (parasitische Kopepoden, Bopyriden, Rhizocephalen); unter den Spinnentieren gibt es nicht nur blutsaugende Formen, wie die Zecken, sondern auch echte Parasiten, wie gewisse Milben und die Zungenwürmer, die in inneren Organen leben. Ebenso ist das Reich der Insekten nicht ohne parasitische Mitglieder. Viele Insektenarten wie die Raupenfliegen, Schlupfwespen u. a. m. verbringen ihre Larvenzeit als Parasiten.

Unter den Weichtieren ist die Zahl der Schmarotzer sehr gering, doch fehlen sie nicht ganz, und gerade unter ihnen finden wir einige für die Biologie des Parasitismus besonders interessante Beispiele. Es sind das Schnecken und Muscheln, welche auf und in Stachelhäutern leben und durch den Parasitismus so sehr abgeändert sind, daß man ihre Zugehörigkeit zu Mollusken nur mit Mühe feststellen kann. Schließlich sei hervorgehoben, daß außer den früher behandelten Fischformen (Seite 280), die wohl nur einen Übergang zum Parasitismus darstellen, die Schleimfische oder Myxinoiden (Myxine und Bdellostoma) sich in lebende Fische einbohren und sie von innen heraus ausfressen.

Immerhin gibt es unter den höheren Tieren sehr viel weniger vollkommen an den Parasitismus angepaßte Arten als unter den niederen. Wir werden das sehr gut verstehen, sobald wir die Biologie der Parasiten etwas eingehender erörtert haben. Das parasitische Leben hat einen großen Einfluß auf die Organisation der Tiere. Sie werden vielfach durch dasselbe stark verändert, ja sogar von ihrer Organisationshöhe heruntergedrängt und in ihrem Bau bedeutend vereinfacht. Diesen Anpassungen kann sich ein niedrig organisiertes Tier viel leichter unterwerfen als ein höheres Tier, das vielfach schon weitgehend spezialisiert ist.

Die den höherstehenden Gruppen angehörigen Parasiten sind — wie sie durch den Parasitismus weniger abgeändert sind — so auch meistens weniger stark und dauernd an ihren Wirt gebunden. Daher werden wir gerade unter ihnen öfter Formen zu erwähnen haben, die nur während eines Teils ihres Lebens ein anderes Tier als Parasit bewohnen.

Die Parasiten selbst kommen in Tieren aus allen Gruppen des Tierreiches vor. Die kleinsten wie die größten, die einfachsten wie die kompliziertesten Tiere können Wirte der Parasiten sein. Wir finden sie in Protozoen so gut wie in Menschen, ja selbst die kleinen Eier von allen möglichen Tieren werden bald von Protozoen, bald von Würmern, bald wie die Eier von Spinnen und Insekten von außerordentlich kleinen Schlupfwespenlarven befallen. Auch die Parasiten selbst sind vor der Belästigung durch andere Parasiten nicht sicher. In Würmern kommen andere Würmer oder Protozoen, in parasitischen Krebsen andere parasitische

Krebse (z. B. Peltogaster auf Sacculina) vor; in Schlupfwespenlarven, die in Schmetterlingsraupen leben, findet man die Larven von winzigen Schlupfwespen aus der Familie der Pteromalinen, welche ihre Eier in sie hinein versenkt haben.

Manche Tierarten sind etwas weniger von Parasiten bedroht, während andere ihrer oft große Zahlen beherbergen. Eine Parasitenart kann in spärlichen Exemplaren einen Wirt bewohnen, während andere Arten regelmäßig in größerer Anzahl in einem Tier leben. Manche Band- und Spulwürmer werden zu Hunderten und Tausenden in den Organen ihrer Wirte gefunden. Looss gibt an, daß er einmal in einer vollkommen abgemagerten Taube den Darm prall angefüllt fand mit Tausenden von Spulwürmern (Heterakis maculosa), so daß für Nahrung überhaupt kein Platz mehr war. Ähnlich findet man den Darm von Fischen ganz ausgestopft mit den Hakenwürmern Echinorhynchus proteus oder mit den verschiedenartigsten Bandwürmern.



Abb. 227. Darm eines Barsches aufgeschnitten; bedeckt mit zahlreichen Exemplaren von Echinorhynchus proteus. Verkl. 1/2.
Orig.-Photographie nach dem Präparat des Freiburger Zoolog. Instituts.

Während man in manchen Tieren mit großer Regelmäßigkeit immer nur eine oder einige wenige Parasitenarten antrifft, beherbergen andere deren eine ganze Menge. Die meisten Parasiten sind, wohl wegen der genaueren Untersuchung, aus dem Menschen, seinen Haustieren und Laboratoriumstieren bekannt. Im Menschen sind bisher über hundert Arten von tierischen Parasiten gefunden worden, darunter 20—25 Protozoen, an die 70 Würmer und etwa 25 Gliedertiere. Nicht minder bedeutend sind die Zahlen, die sich in den Haustieren nachweisen ließen. Dafür ist ein gutes Beispiel der Sektionsbefund, den van Beneden von einem jungen, zwei Jahre alten Pferd anführt; in ihm wurden über 500 Spulwürmer, 190 Madenwürmer, mehrere Millionen Pallissadenwürmer, 214 Exemplare von Sclerostomum, 69 Bandwürmer, 287 Fadenwürmer und 6 Finnen gefunden. Dieses Tier muß natürlich durch diese Parasitenmenge sehr krank gewesen sein. Beim Haushund sind etwa 40—50 Arten von tierischen Parasiten bisher gefunden worden. Es ist aber sehr charakteristisch, daß gar nicht selten in frisch aus der Wildnis stammenden Tieren, die kein Zeichen der Erkrankung an sich trugen, Massen von Parasiten nachgewiesen werden. So zeigten Schimpansen von Kamerun allein in ihrem Blut gleichzeitig Spirochaeten, Trypanosomen, Malariaparasiten und Filarien, und noch dazu fanden sich in den gleichen Exemplaren mehrere Arten von Eingeweidewürmern.

Sehr viele Parasiten können in mehreren Wirten schmarotzen, doch sind andere ganz streng an eine Wirtsart gebunden. In ihrem Wirt bewohnen nur wenige alle Teile des Körpers. Die meisten sind an bestimmte Körperregionen, Systeme oder Organe gebunden. Wir werden bei der Besprechung der einzelnen Arten zahlreiche Beispiele für diese Tatsache kennen lernen. Für die Verteilung der Parasiten in den einzelnen Organen gibt es einen sehr interessanten von Leuckart nach Mathusius mitgeteilten Fall. Letzterer fand in einem schwarzen Schwan in den Lungen 24 Fadenwürmer (Filaria labiata), in der Luftröhre 60 Pallissadenwürmer (Syngamus trachealis), zwischen den Magenhäuten über hundert Rundwürmer

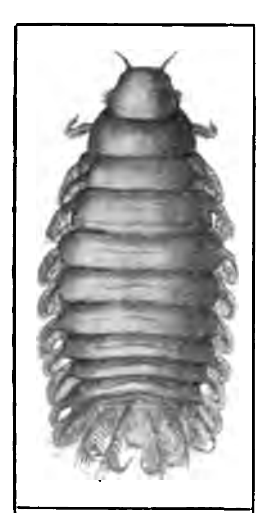


Abb. 228. Larve von Anthomyia canicularis Meigen. Vergr. 12 mal. Orig. nach einem Exemplar aus dem Darm des Menschen.

(Spiroptera alata), im Dünndarm viele 100 Saugwürmer (Holostomum excavatum), im Dickdarm gegen hundert Saugwürmer einer anderen Art (Distomum ferox), in der Speiseröhre 22 Saugwürmer wieder einer anderen Art (Distomum hians), von denen sich auch 5 zwischen den Magenhäuten gefunden hatten, und schließlich noch eine weitere Art im Dünndarm (Distomum echinatum). Es soll dieser Vogel in keiner Weise Unbehagen oder Krankheitserscheinungen haben erkennen lassen.

Wenn wir uns nun im einzelnen der Biologie des Parasitismus zuwenden, so ist das nächste Problem, welches uns zu beschäftigen hat, dasjenige des fakultativen oder gelegentlichen Parasitismus. Es sind vor allen Dingen Saprozoen und Kotbewohner, welche gelegentlich unter besonderen Umständen in tierischen Organen ihr Fortkommen finden. In einer ganzen Reihe von Fällen ist beobachtet worden, daß bei Menschen bei hartnäckigen Darmkatarrhen sich im Darm in großen Mengen Insektenlarven vorfanden, und zwar handelte es sich da vorwiegend um Larven von Fliegen, die normalerweise in fauligen Substanzen oder in Kot vorkommen, wie z. B. die Larven der Stuben- und Schmeißfliege (vgl. S. 253). Die Schmeißfliege Sarcophila magnifica Schin. legt ihre Eier oft auf sezernierende Geschwür- und Wundflächen, auch in natürliche Körperöffnungen bei Tieren und Menschen. Die Larven verursachen während ihres Wachstums Blutungen und Entzündungsprozesse sehr schmerzhafter Art. Sie wurden bei Menschen, Rindern, Pferden, Schweinen, Ziegen, Schafen, Hunden, auch bei Vögeln gefunden. Bei Rindern waren die Genitalöffnungen, bei Hunden die Ohren, Nasen und Augenhöhlen, bei Menschen Augen, Ohren, Nase und Gaumen befallen. Auch von der Buckelfliege (Phora rufipes Meig.), deren Larven sonst in faulenden Kartoffeln, Pilzen, Rettichen und dgl. leben, wird berichtet, daß sie in den menschlichen Magen gelangt, 24 Stunden und darüber dort zu leben vermag und schwere gastrische Erscheinungen hervorruft. Das gleiche gilt für die Larven der Blumenfliege Anthomyia canicularis Meig., die an ihren federförmigen Fortsätzen (Abb. 228) außerordentlich gut erkennbar ist. Es ist ferner von Lucilia-Arten bekannt. So von Lucilia macellaria Fabr., welche so intensiv in den Schleimhäuten und selbst im Knorpel fressen soll, daß sie bisweilen den Tod der Befallenen verursacht. Auch Protozoen und Würmer treten ähnlich als gelegentliche Parasiten auf. So ist ein Wurzelfüßler (Chlamydophrys stercoraria Ci.), der bei Krebskranken in der Flüssigkeit der Bauchhöhle fortwuchernd gefunden wurde, vorübergehend in den Verdacht geraten, der Krebserreger zu sein. Es hat sich dann aber herausgestellt, daß es sich um einen Kotbewohner handelt, der unter den für ihn besonders günstigen Verhältnissen im Innern des kranken Menschen vorzüglich gedieh und eine sehr abgeänderte Gestalt angenommen hatte.

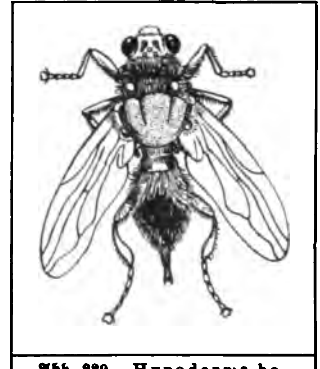


Abb. 229. Hypoderma bovis ♀ (de Geer) mit ausgestreckter Legeröhre. Vergr. $1^1/_2$ mal. Nach Brauer.

Bei zahlreichen Tieren leben die Jugendstadien parasitisch, während die erwachsenen Tiere entweder gar keine Nahrung in sich aufnehmen oder auf ganz anderen Erwerb derselben angewiesen sind. Es sind das also entsprechende Vorgänge

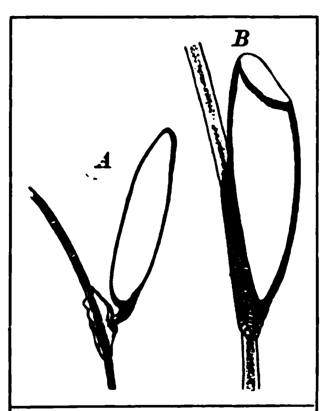


Abb. 230. Eier von Biesfliegen. *A* von Hypoderma bovis am Rindshaar, *B* von Gastrophilus equi am Pferdehaar. Vergr. ca. 25 mal. Nach Gläser.

wie jene, die wir auf Seite 190 schon erörtert haben. Einige eigenartige, lange, fadendünne Würmer, welche besonders in Heuschrecken und Käfern vorkommen, die Arten der Gattungen Mermis und Gordius leben nur als Larven in ihren Wirten. Wenn sie herangewachsen sind, verlassen sie dieselben, werden in feuchter Erde bzw. im Wasser geschlechtsreif und pflanzen sich dort fort, ohne überhaupt noch Nahrung aufzunehmen.

Am auffallendsten ist dieser gesetzmäßige Wechsel zwischen Parasitismus und Freileben bei Insekten, denn bei ihnen unterscheidet sich die Larve ohnehin erheblich vom erwachsenen Tier; der Unterschied wird noch ganz besonders sichtbar, wenn die Larve an parasitisches Leben angepaßt ist. Es ist selbstverständlich, daß ein so enormer Wechsel der Lebensweise nur bei Formen möglich ist, welche eine vollkommene Metamorphose durchmachen. Sehr interessante Beispiele dafür bieten uns die Dipteren, die zweiflügeligen Insekten. Unter ihnen sind die Oestriden als Larven Parasiten von Säugetieren, während das fertige Insekt, das nur kurze Zeit lebt, gar keine Nahrung zu sich nimmt. Letzteres beobachtet man in der Kopulationszeit öfter in großen Scharen, da die Fliegen sich dann an weithin sichtbaren Punkten, Berggipfeln, Aussichts- und Kirchtürmen, isolierten großen Bäumen, versammeln. Die sogenannten Biesfliegen (Hypoderma bovis de Geer, Abb. 229), die im Volke auch als Dasselfliegen bekannt sind, sind besonders gefürchtet, und zwar werden sie nicht nur von dem Viehzüchter mit wenig freundlichen Augen beobachtet, sondern vor allen Dingen von dem Vieh selbst, welches mit allen Zeichen der Angst und des Schreckens auf das Summen der großen Fliegen reagiert. Die Bauern bezeichnen es als „biesen", wenn die Rinder unruhig werden, den Kopf zur Erde richten, den Schwanz in die Höhe strecken und wie besessen im Kreis herumrennen. Die Fliegen, welche eigentlich schöne, bunt und auffällig gefärbte Tiere sind, lassen sich auf den Rindern auf der Oberfläche des Rückens nieder, ungefähr in der Schulterregion, und kleben ihre Eier in einer eigentümlichen Weise mit Hilfe eines an der Eihülle sitzenden Fortsatzes dort an die Haare fest (Abb. 230). Aus der Eihülle kriechen mit kleinen Dornen besetzte Maden aus, die am Vorderende mit zwei scharfen Haken versehen sind, mit denen sie sich sofort in die Haut einbohren. Manche neuere Untersucher sind der Ansicht, daß die Larven von den Rindern aufgeleckt werden und erst im Schlund sich durch die Schleimhaut durchbohren. Damit soll es zusammenhängen, daß die Eier nur locker an den Haaren des Rindes kleben, so daß sie leicht von diesem mit der Zunge abgeleckt werden. Nach diesen auch mir wahrscheinlicher erscheinenden Annahmen wird das ganze Ei verschluckt, und die Larven schlüpfen erst im Schlund oder Magen des



Abb. 231. Dermatobia cyaniventris Meig. Larve aus der Haut des Menschen. Vergr. 10 mal. Orig. nach der Natur.

Opfers aus. Sie wandern in das Innere des Körpers, halten sich eine Zeitlang sogar im Wirbelkanal des Rindes auf, um dann später in der Haut ihren Sitz zu finden. In derselben verursachen sie die sogenannten Dasselbeulen, nach außen durchbrechende Geschwüre, die nicht nur dem Tier große Schmerzen verursachen, sondern auch sein Fell außerordentlich entwerten. Es kommen oft an einer Stelle bis zu 100 Maden vor, die sich, wenn sie herangewachsen sind, aus der Beule herausarbeiten und in der Erde verpuppen. Dort entwickelt sich nach 28—30 Tagen eine neue Fliege aus ihnen. Die befallenen Rinder haben viele Schmerzen, kommen durch die fortwährenden an den Dasselbeulen sich entwickelnden Eiterungen herunter, und die Milchergiebigkeit der Kühe leidet sehr. Der Schaden, welcher durch die Durchlöcherung der Felle der Volkswirtschaft erwächst, ist ein ganz enormer, so daß neuerdings in der biologischen Reichsanstalt eine besondere Abteilung eingerichtet worden ist, welche sich mit der Bekämpfung der Dasselfliegenplage beschäftigt. In Dänemark wurde der durch Dasselfliegen verursachte Schaden auf 3 Mark pro Rind im Jahr berechnet.



Abb. 232. Larven von Gastrophilus equi in der Magenwand des Pferdes. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Eine ähnliche Form kommt im tropischen Amerika auch beim Menschen vor; es ist dies die Dermatobia cyaniventris Macq. (Abb. 231). Andere Arten schmarotzen bei Hirschen, Rehen und anderen Huftieren. Hypoderma diana Brauer verursacht durch ihr massenhaftes Auftreten in der Haut nicht selten den Tod von Rehen und Hirschen. Oestrus (Cephalomyia) ovis L. lebt in den Stirnhöhlen der Schafe und unseres Wildes. Ihre Larven werden vor der Verpuppung, die auch in der Erde erfolgt, durch Niesen ausgeschleudert. Sehr häufig ist schließlich eine Form, Gastrophilus equi Fabr., die Magenbremse des Pferdes,

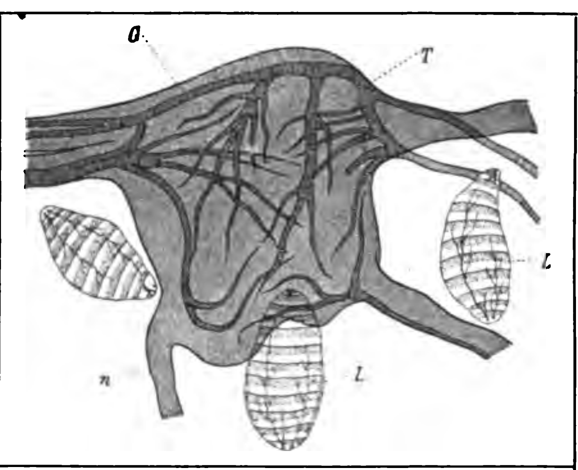


Abb. 233. Larven von Ugimyia, in ein Ganglion der Seidenspinnerraupe eindringend. *G* Ganglion, *T* Tracheenstämme, *L* Larven, *n* Nerv. Stark vergr. Nach Sasaki.

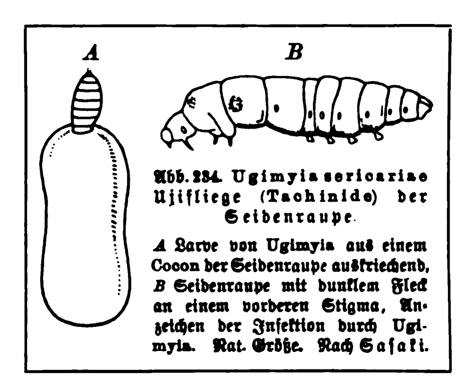


Abb. 234. Ugimyia sericariae Ujifliege (Tachinide) der Seidenraupe.

A Larve von Ugimyia aus einem Cocon der Seidenraupe auskriechend, *B* Seidenraupe mit dunklem Fleck an einem vorderen Stigma, Anzeichen der Infektion durch Ugimyia. Nat. Größe. Nach Sasaki.

deren Larven in dichten Scharen an der Magenwand des Pferdes festhaften (Abb. 232). Dieselben gelangen auf eigenartige Weise dorthin. Die Fliege legt ihre Eier auch in das Fell des Pferdes, und zwar an solche Stellen, die das Pferd mit seinen Zähnen abkratzt, wenn es sein Fell putzt. Die Eier sitzen zum Unterschied von den leicht abfallenden Eiern der Dasselfliege sehr fest am Haar (Abb. 230). Wenn die Larven auskriechen, so verursachen sie auf der Haut des Pferdes einen kitzelnden Reiz. Das Pferd verschluckt sie, im Magen wachsen sie parasitisch sich ernährend heran, um dann, wenn sie verpuppungsreif sind, mit dem Kot entleert zu werden. Man findet sie oft in dichten Massen von mehreren hundert Individuen, vorwiegend im Schlundteil des Pferdemagens (Abb. 232).

Insekten, welche als Larven parasitisch leben, sind ferner die Raupenfliegen (Tachiniden) und die Schlupfwespen (Ichneumoniden, Brakoniden usw.). Sie sind im erwachsenen Zustand blütenbesuchende Insekten. Die Weibchen sieht man aber vielfach Insekten der verschiedensten Gruppen, vor allem Raupen, Heuschrecken, Spinnen umschwirren, um ihre Eier in denselben unterzubringen. Die Tachinidenweibchen haben meist keinen Legebohrer und sind infolgedessen vor allem auf die weichhäutigen Raupen als Opfer angewiesen. Doch verfolgen sie auch die Larven von Ohrwürmern, Blattwespen, Käfern usw. Diejenigen Formen, welche Legebohrer haben, stechen die Raupen in den weichen Häuten zwischen den Segmenten an, um ihre Eier in sie zu versenken. Andere deponieren ihre Eier auf den Blättern, wo sie mit der Nahrung aufgenommen werden, oder sie legen fertige Larven auf den Pflanzen ab, welche in die Raupen eindringen. Wieder andere Arten lagern ihre Eier oder schon in der Entwicklung begriffenen Larven auf der Haut der Raupen ab, wo sie sich einbohren, um das Opfer auszufressen. Sie verpuppen sich entweder im Innern des Wirtstieres oder verlassen es vorher, um sich in der Erde zu verpuppen. Die in Japan und in anderen Seidenbaugebieten die Seidenraupen befallende Ujifliege (Ugimyia sericariae Rand.), eine Tachinide, ent-

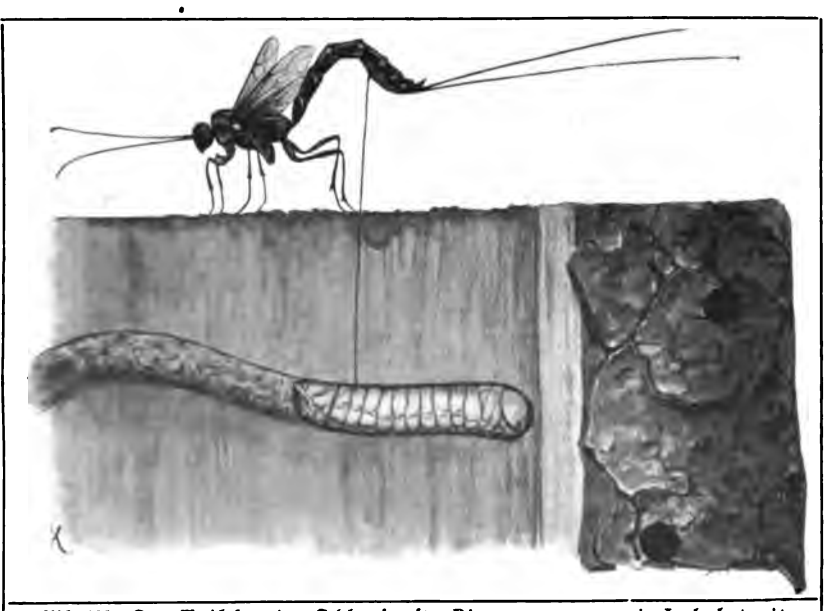


Abb. 235. Das Weibchen der Schlupfwespe Rhyssa persuasoria L. bohrt mit seinem Legebohrer durch Holz und legt die Eier in die Larve einer Holzwespe (Sirex gigas L.). Nat. Größe. Orig. nach dem Leben

wickelt sich aus Eiern, welche auf den Blättern des Maulbeerbaumes abgelegt werden. Sie werden von der Raupe mit der Nahrung aufgenommen. Man findet junge Stadien im Darm, und es wird angenommen, daß sie sich durch die Darmwand durchbohren, denn man findet die 30 μ bis 5 mm langen Larven in den Ganglienknoten des Zentralnervensystems (Abb. 233). Hier bleiben sie aber nicht, sondern wühlen sich mit ihren hakenförmigen Kiefern, unterstützt durch die Borstenringe der Segmente, in die Leibeshöhle und dort zu einer der Atemöffnungen. Hier wachsen sie weiter, während ihr Hinterteil mit ihren eigenen Atemöffnungen dem Stigma zugekehrt ist. Raupen, die von mehreren Ugimyia-Larven befallen sind, gehen früh zugrunde. Heranwachsende Individuen zeigen meist nur an einem Stigma einen dunkelbraunen Fleck, der die Anwesenheit einer Ugimiya-Larve verrät (Abb. 234 B). Aus einer Raupe oder, wenn sie länger am Leben blieb, einer Puppe des Seidenspinners pflegt nur eine Ugimiya-Larve auszuschlüpfen (Abb. 234 A), die sich im Boden verpuppt. Erwachsene Raupenfliegen sind als Blütenbesucher auf Seite 98 Abb. 53 abgebildet. Sie sind meist durch lange borstige Behaarung und hastigen Flug sehr auffallend.



Abb. 236. Puppen einer Schlupfwespe auf einer sterbenden Raupe des Ligusterschwärmers, welche die Larven ausgefressen haben. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Viel mannigfaltiger sind Aussehen, Bau und Lebensgewohnheiten der Schlupfwespen. Sie stellen ja eine außerordentlich artenreiche Ordnung dar, indem sie durch mindestens 6000 Spezies auf der Erde vertreten sind. Während der Körper mancher von ihnen eine Länge von 10 cm erreicht, sind andere kaum $1/2$ mm groß und gehören zu den kleinsten existierenden Insekten.

Sehr mannigfaltig ist auch die Art ihrer Opfer. Während manche von ihnen nur eine einzige oder wenige Arten befallen, sind andere in der Lage, bald diese, bald jene Tierform anzustechen. Sehr bekannt sind die mittelgroßen Arten, welche vor allem die Raupen unserer Tagschmetterlinge und Eulen befallen. Aber auch die großen, vor allen Dingen in den Wäldern an Baumstämmen und Holzstößen leicht zu beobachtenden Rhyssa- und Ephialtes-Arten und ihre Verwandten haben seit jeher die Aufmerksamkeit der Naturforscher erregt. Sind sie doch mit einem so feinen Spürsinn begabt, daß sie die im Holz bohrenden Larven der Bockkäfer und Holzwespen auffinden, um in ihren Leib ihre Eier zu versenken. Während Ephialtes manifestator und seine Verwandten Bockkäfer- und andere holzbohrende Larven, z. B. Sesien, in ihren Bohrlöchern, deren Kanal entlang aufsuchen, bohrt Rhyssa persuasoria Z., deren Weibchen die Sirex-Larven verfolgen, ihren 6 cm und mehr messenden Legebohrer direkt durch das gesunde Holz (Abb. 235). Es erfordert dies ganz außerordentliche Fähigkeiten des Tieres. Es muß nicht nur, ohne daß irgendein äußeres Merkmal deren Anwesenheit verrät, die im Holz verborgen lebenden Larven entdecken, sondern es muß auch stundenlange Arbeit aufwenden, um mit der feingesägten Spitze seines Legebohrers bis zu ihnen vorzudringen; dann erst gleiten die winzig kleinen Eier durch den feinen

Kanal des Legestachels zu dem zukünftigen Wirt hinab. Selbst die in aus Lehm, Erde, Mörtel u. dgl. gefertigten Nestern ruhenden Larven der solitären Bienen und Wespen sind vor dem Legebohrer einzelner speziell an sie angepaßter Schlupfwespenarten nicht sicher. Und wie jeweils die großen Insekten von relativ großen Schlupfwespenarten verfolgt werden, so sehen wir jene oben erwähnten kleinsten Formen (Pteromalinen, Brakoniden, Chalcididen usw.) in Blattläusen, Spinneneiern und Larven und Eiern von Motten (vgl. S. 312 u. Abb. 267 u. 268) parasitieren. Aus den kleinen Eiern entwickeln sich im Innern der Wirte kleine Larven, welche deren Körper von innen heraus auszufressen beginnen. Zum Festhalten und Fressen haben sie vielfach sehr eigenartig umgebildete Mundwerkzeuge; ebenso dienen mannigfache Anpassungen zur Fortbewegung im Wirt. Sehr merkwürdig sind die Larven der Platygasterinae umgebildet, welche wie Kopepoden aussehen. Ob dieser Körpergestalt eine besondere biologische Bedeutung zukommt, ist nicht vollkommen klar. Sie alle wachsen im Innern ihres Wirtes heran, und manche verpuppen sich noch dort. Andere durchbrechen vor der Verpuppung seine Haut und umgeben seine vertrocknende Leiche als ein Häufchen kleiner eiförmiger Puppen, welche vielfach von einem Kokon aus flockigem, weißem oder gelbem Gespinst umgeben sind. Vor allem dann, wenn irgendeine Insektenart in großer Individuenzahl als Plage aufgetreten ist, findet man diese Schlupfwespenpuppen in großen Mengen. Der Laie bezeichnet sie wohl als Raupeneier, indem er die aus dem Körper der Raupe hervorquellende Brut als deren eigene Nachkommenschaft ansieht. In Wahrheit handelt es sich aber um die schlimmsten Feinde vieler Insektenarten. Die Massenzunahme vieler Schädlinge wird vor allem durch die Tätigkeit der Schlupfwespen in Schranken gehalten. Überall, wenn eine Raupenart, z. B. diejenige des Kohlweißlings, die Nonnenraupe, oder irgendeine andere durch ihr massenhaftes Auftreten großen Schaden anrichtet, bemerkt man auch eine sehr starke Vermehrung der die betreffende Art speziell verfolgenden Schlupfwespen. Man hat auch den letzteren eine wesentliche Rolle beim Rückgang der Raupenplagen zugeschrieben.


Abb. 237. Tagfalterpuppe aus der eine Schlupfwespe ausschlüpft. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Das Benehmen der Insekten beim Herannahen einer Schlupfwespe zeigt übrigens deutlich, daß viele Arten einen Instinkt haben, welcher sie gegen diese ihre gefährlichsten Feinde warnt. Blattläuse, Raupen, Blattwespenlarven führen krampfhafte Bewegungen aus, welche aber in den meisten Fällen ohne Wirkung bleiben.

Die bisher besprochenen Parasiten, welche wir als temporäre Parasiten bezeichnet haben, ernähren sich im Grunde genommen, fast mehr wie Raubtiere, indem sie ihre Opfer von innen heraus ausfressen. Ja, bei manchen Gattungen sehen wir die Larven der einen Arten im Innern ihrer Opfer leben, während sie bei den anderen dauernd an deren Außenseite haften und ihre Körpersäfte aussaugen. Auch sonst sehen wir die temporären Parasiten meist nicht sehr einseitig an den Parasitismus angepaßt, jedenfalls nicht in so weitgehendem Maße, als dies bei den ständigen Parasiten der Fall ist. Bei letzteren können wir in der Höhe der Anpassung einen Unterschied zwischen Ekto- und Entoparasiten machen. Erstere, welche an den äußeren Körperteilen ihrer Wirte haften, sind meist noch nicht so extrem durch den Parasitismus verändert, als dies bei den Entoparasiten der Fall ist, bei welch letzteren oft die ganze Organisation durch die Lebensweise beeinflußt ist.

Der Unterschied gegenüber seinen freilebenden Verwandten zeigt sich bei einem Para-

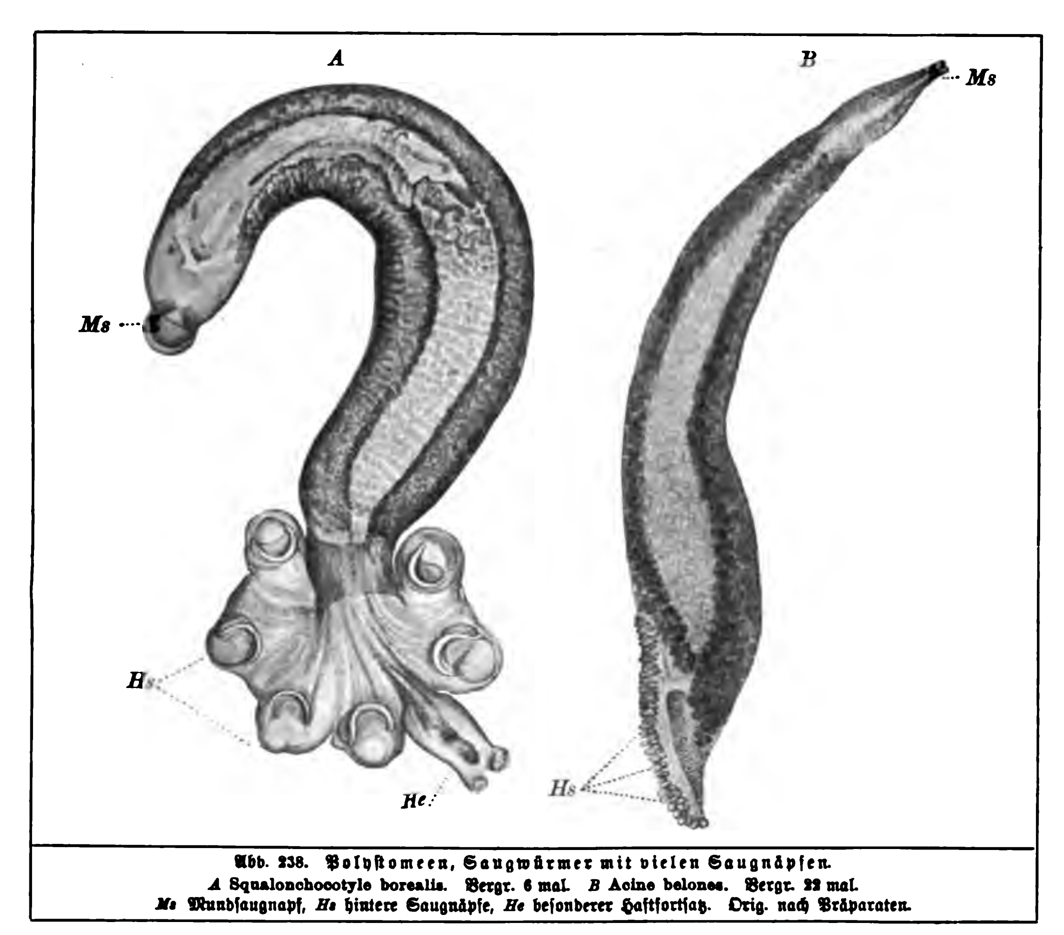


Abb. 238. **Polystomeen, Saugwürmer mit vielen Saugnäpfen.**
A Squalonchocotyle borealis. Vergr. 6 mal. *B* Acine belones. Vergr. 22 mal.
Ms Mundsaugnapf, *Hs* hintere Saugnäpfe, *He* besonderer Haftfortsatz. Orig. nach Präparaten.

siten vor allem in seiner äußeren Körperform und in seinen Bewegungsorganen. Je inniger das Tier an den Parasitismus angepaßt ist, um so schwerer ist seine verwandtschaftliche Zugehörigkeit zu erkennen. Bei den Ektoparasiten pflegen nun diese Verschiedenheiten nicht so sehr groß zu sein wie bei den Entoparasiten. Da wir die blutsaugenden Läuse, Zecken und ähnlich lebenden Tiere, welche von vielen Autoren zu den Parasiten gerechnet werden, bereits bei den Blutsaugern mitbehandelt haben, so bleiben uns hier als Ektoparasiten fast nur Bewohner von Wassertieren übrig. Wie wir früher jene, an ihren Wirt gebundenen Blutsauger infolge ihrer Verwandtschaft mit frei beweglichen Formen im Zusammenhang mit diesen erörterten, so haben wir jetzt manche Formen zu erwähnen, welche direkt zu Entoparasiten überleiten. Ektoparasiten müssen sich mit ihrer Körperform möglichst der Oberfläche ihres Wirtes anschmiegen, oder sie müssen sehr klein sein. Sind ihre Wirte bewegliche Tiere, so bedürfen sie besonderer Anheftungsmittel, um nicht bei den Bewegungen ihres Trägers abgestreift zu werden.

Sehr lehrreiche Beispiele hiefür bieten uns die ektoparasitischen Saugwürmer, die Polystomeen. Ihr Name weist schon darauf hin, daß sie mit einer größeren Anzahl von Saugscheiben versehen sind, welche man früher für ebenso viele Münder hielt. Vielfach sind die Saugscheiben sehr groß und kräftig und durch besondere Skelettstücke aus Chitin gestützt. Am Grunde der Saugnäpfe finden sich oft aus Chitin bestehende Haken, welche tief in das Gewebe der Wirte eingeschlagen werden können. Wenn man einen solchen

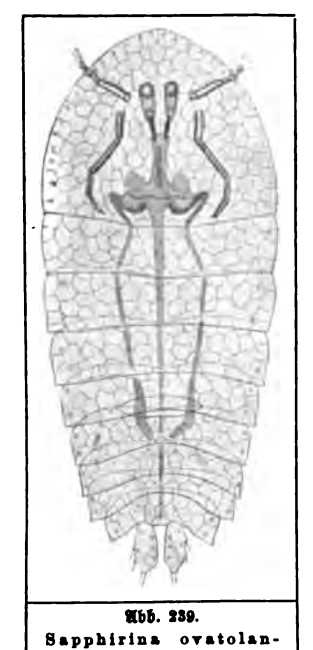


Abb. 239. Sapphirina ovatolanceolata Dana ♂. Nach Haeckel. Aus Steuer.

Parasiten von seinem Wirt ablösen will, kann man sich leicht davon überzeugen, wie wirksam sein Klammermechanismus ist. Der Parasit ist leichter zu zerreißen als von seiner Unterlage zu trennen. Die Polystomeen sind vorwiegend auf marinen Tieren zu finden, auf Fischen und Schildkröten, aber auch auf Amphibien. Sie leben zum Teil auf der äußeren Haut ihrer Wirte, zum Teil an Körperstellen, welche zwar der äußeren Haut benachbart, aber im Innern des Körpers gelegen sind, so in der Kiemenhöhle, im Mund oder im Enddarm. Die mächtige Ausbildung des Klammerapparates, der oft einen beträchtlichen Anteil der Körpermasse für sich in Anspruch nimmt, gibt den Tieren ein sehr bizarres Aussehen. So besonders bei den Gattungen Acine (Abb. 238 B), Octobothrium, Calicotyle, Squalonchocotyle (Abb. 238 A) u. a. Sie ernähren sich durch Blutsaugen, der eine der Saugnäpfe (Abb. 238 Ms) steht mit dem Anfangsdarm in Verbindung, der selbst wiederum mit einem kräftigen Saugapparat versehen ist. Die Polystomeen bieten uns verschiedene Beispiele für den Übergang vom Ekto- zum Entoparasitismus. Polystomum integerrimum ist ein Parasit unserer Frösche, welcher bei den Kaulquappen in der Kiemenhöhle seinen normalen Sitz hat. Wenn das Amphibium vom Wasser- zum Luftleben übergeht, würde der Parasit durch Austrocknen zugrunde gehen, wenn er sich nicht in das Innere des Wirtskörpers flüchtete. Polystomum integerrimum wandert dann durch den Darm in die Harnblase des Frosches ein.

Ektoparasiten mit wohl ausgebildeten Klammerorganen sind auch die parasitischen Kopepoden. Die im Süß- und Meerwasser eine so große Rolle spielenden Ruder- oder Flohkrebse umfassen auch eine ganze Anzahl parasitischer Formen. Diese sitzen auf der Haut und auf den Kiemen von Fischen, an denen sie durch kräftige Klammerhaken sich festhalten. Manche der hierher gehörigen Formen sind bemerkenswert als Übergangsformen zum ständigen Parasitismus. In den Oberflächenschichten des Meeres fallen uns wunderbar glänzende, fast wie Edelsteine schimmernde Krebse auf, welche zur Gattung Saphirina gehören (Abb. 239). Zur Fortpflanzungszeit findet man Männchen und Weibchen frei im Wasser umherschweifen. Das Männchen lebt dauernd in dieser Weise, während das Weibchen mit seinen kräftigen Klammerhaken die längste Zeit seines Lebens in Salpen wohnt. Bei einigen ähnlichen Gattungen sind auch die Männchen festsitzend. Caligus und einige verwandte Arten sitzen in beiden Geschlechtern an der Haut mariner Fische angeklammert. In mancher Beziehung ist ihr Körper zwar schon durch den Parasitismus stark umgewandelt, das letzte Ruderfußpaar fehlt ihnen; trotzdem können sie aber noch sehr geschickt schwimmen. Diejenigen Kopepoden jedoch, welche vollkommen zum Parasitismus übergegangen sind, kann man kaum mehr als Krebse erkennen. Der Körper ist ungegliedert, oft sackförmig mit eigentümlichen seitlichen Auswüchsen versehen, die Ruderfüße können ganz verschwinden. Sie sind auf ihren Wirten so fest angeklammert, daß man sie nur mit Mühe abzupfen kann, und verbringen ihr ganzes Leben auf ihnen. Ein charakteristisches Beispiel hiefür bietet Lernaea branchialis Nordm. (Abb. 240), bei welcher die jungen Männchen und Weibchen auf Pleuronektiden (Schollen) mit den klauenförmigen Antennen und Maxillen und mit dem Sekret der frontalen Zementdrüse sich an den Kiemen festhalten. Später werden sie wieder

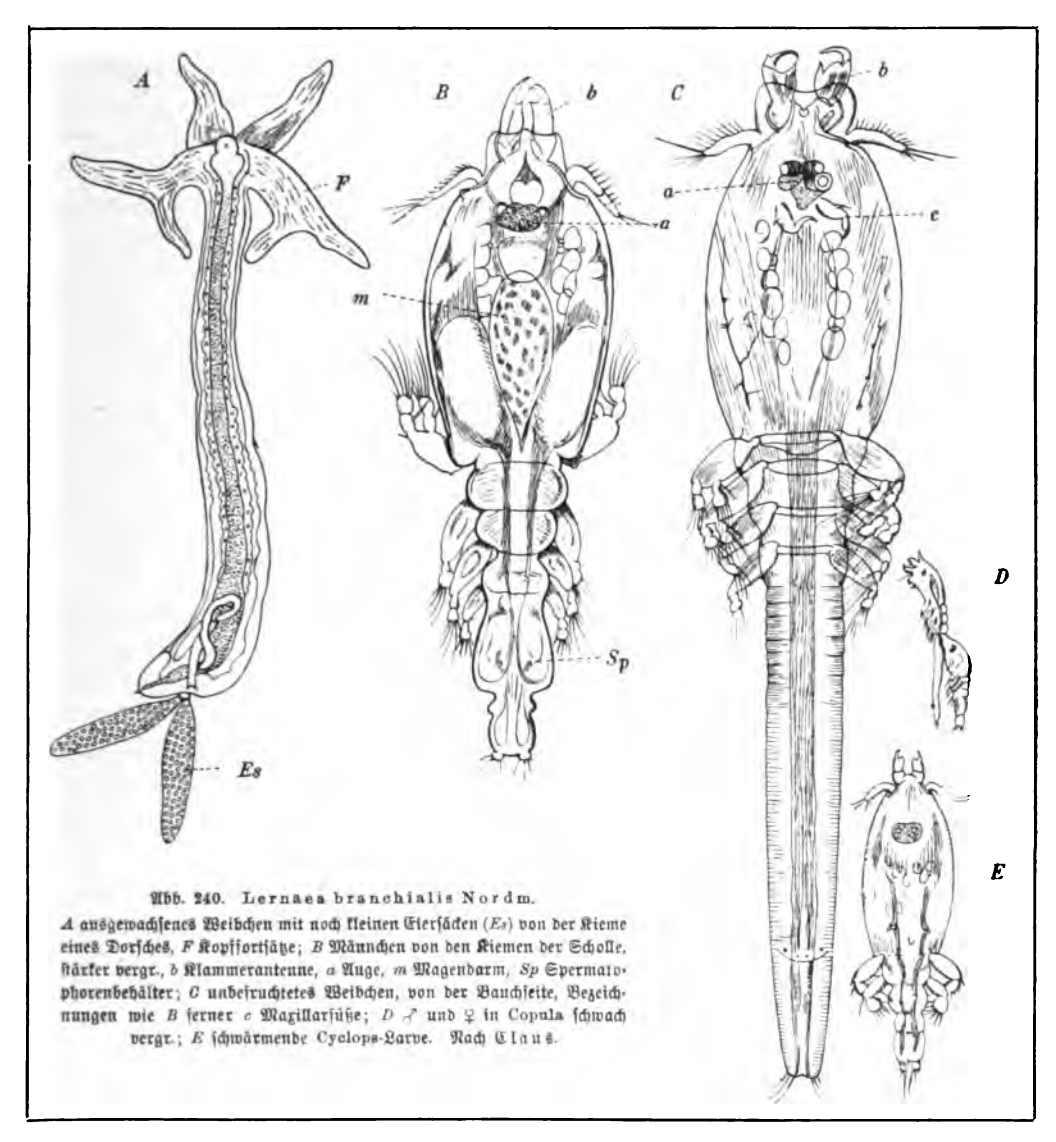


Abb. 240. Lernaea branchialis Nordm.
A ausgewachsenes Weibchen mit noch kleinen Eiersäcken (*Es*) von der Kieme eines Dorsches, *F* Kopffortsätze; *B* Männchen von den Kiemen der Scholle, stärker vergr., *b* Klammerantenne, *a* Auge, *m* Magendarm, *Sp* Spermatophorenbehälter; *C* unbefruchtetes Weibchen, von der Bauchseite, Bezeichnungen wie *B* ferner *c* Maxillarfüße; *D* ♂ und ♀ in Copula schwach vergr.; *E* schwärmende Cyclops-Larve. Nach Claus.

frei beweglich, die Befruchtung findet während des Herumschwimmens statt, und die befruchteten Weibchen heften sich nun an den Kiemen von Gadiden (Dorschen und Verwandten) fest. Hier bringt das Vorderende tief in das Gewebe des Wirts hinein und wächst zu drei verästelten Fortsätzen aus, die den Körper fest verankern und Nahrung aufsaugen. Der Körper selbst entwickelt sich zu einem Schlauch, an dem man kaum mehr die Spuren der Bewegungsorgane nachweisen kann.

Eine viel geringere Rolle spielen die Vorrichtungen zum Anklammern und Festhalten bei den **Entoparasiten**. Diese weichen untereinander sehr erheblich ab, je nach dem Ort, den sie im Körper ihres Wirtes bewohnen. Wir unterscheiden erstens die **Bewohner von Körperhöhlen**. Man findet Parasiten in der Leibeshöhle, im Darm, in den verschiedenen Blasen, im Blut, den Luftgängen, der Nasenhöhle, Stirnhöhle, Paukenhöhle usw. Am nächsten den Ektoparasiten stehen diejenigen Formen, welche lufterfüllte Räume des Körpers bewohnen. Sie sind vielfach direkt identisch mit den Ektoparasiten. Es ist wahr-

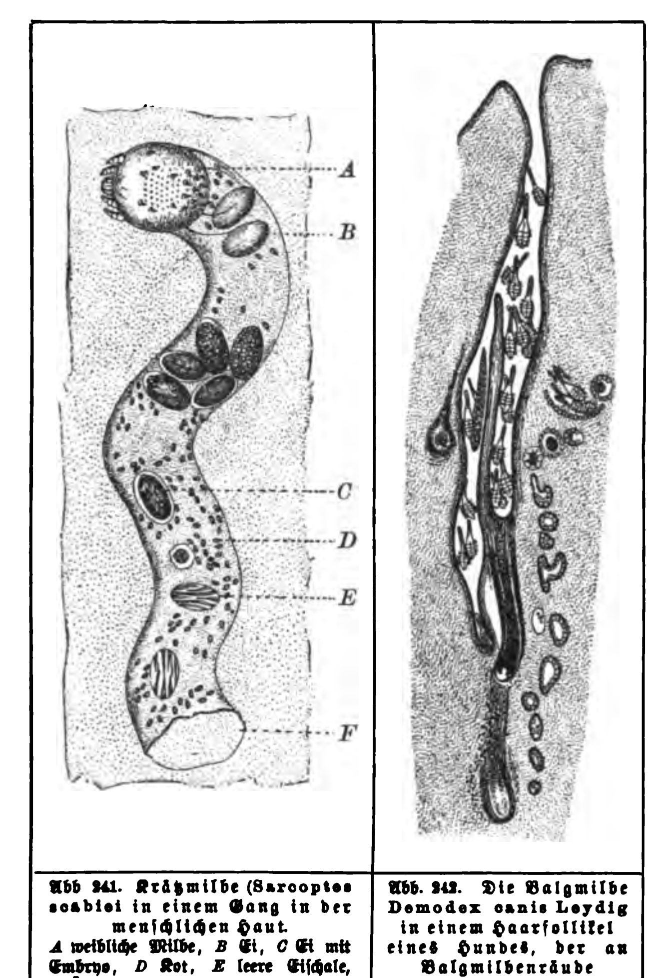


Abb 241. Krätzmilbe (Sarcoptes scabiei in einem Gang in der menschlichen Haut. *A* weibliche Milbe, *B* Ei, *C* Ei mit Embryo, *D* Kot, *E* leere Eischale, *F* Öffnung des Gangs auf der Hautoberfläche. Stark vergr. Schema nach Railliet.

Abb. 242. Die Balgmilbe Demodex canis Leydig in einem Haarfollikel eines Hundes, der an Balgmilbenräude erkrankt ist. Stark vergr. Nach Neumann Aus Brumpt.

scheinlich, daß manche Entoparasiten während ihrer allmählichen Anpassung den Weg über lufterfüllte Räume des Körpers durchgemacht haben. Ein sehr instruktives Beispiel für den allmählichen Übergang zum Entoparasitismus bieten uns die Milben und ihre Verwandten dar. Wir haben in einem früheren Kapitel die blutsaugenden Formen unter den Akarinen bereits eingehender behandelt (S. 199ff.). Unter jenen gibt es bereits Arten, welche ihren Wirt ihr ganzes Leben lang nicht verlassen. Das ist z. B. auch der Fall bei gewissen Vogelmilben (Dermaleichus, Analges), während andere (z. B. Dermanyssus gallinae Geer) nur nachts die Tauben, Hühner und Stubenvögel überfallen, tags aber sich in Ritzen aufhalten. Bei allen möglichen höheren Wirbeltieren, so bei Hund, Schwein, überhaupt allen Haustieren, auch beim Menschen und vielen wilden Tieren (Gemse, Kaninchen, Löwe, Dromedar usw.) haben gewisse Milben die Gewohnheit angenommen, sich in die Haut einzuwühlen. Es sind das vor allem die Grabmilben aus der Gattung Sarcoptes, während Psoroptes die Haut ansticht und Lymphe saugt und Chorioptes sich von Epidermisschuppen und Exsudat auf der Haut ernährt. Die meisten von ihnen leben nur in den äußeren Hautschichten, so die Krätz- und Räudemilben. In der Haut bewegen sie sich beim Menschen (Sarcoptes scabiei Latr. Abb. 241), indem sie Gänge durch das Epithel fressen. Bei Säugetieren sind sie meist bloß bis an den Hinterleib in die Haut eingewühlt. Sie besitzen keine Respirationsorgane, sind augenlos, haben an den Beinen vielfach Haftnäpfe und starke Krallen, auch wird das Vorwärtskriechen durch die Gewebe durch rückwärts gerichtete Stacheln und Borsten unterstützt. Manche Formen, wie die Hautmilben der Vögel (Laminoscoptes cysticola Viz., Sarcoptes subcutaneus Nitzsch), dringen tief in die Unterhaut und bis ins Bindegewebe ein. Diese Form ist bereits wurmförmig in die Länge gestreckt, ähnlich wie die Balgmilben, von denen die bekannteste die Balgmilbe des Menschen Demodex folliculorum G. Simon (Abb. 242) ist, während ähnliche Formen bei den meisten Haustieren vorkommen und bei Hund und Katze die schwersten Formen der Räude hervorrufen (Demodex canis Leydig und D. cati Raill.). Die Körpergestalt dieser Gattungen leitet uns zu einer Gruppe von Parasiten über, welche äußerlich den Bandwürmern so

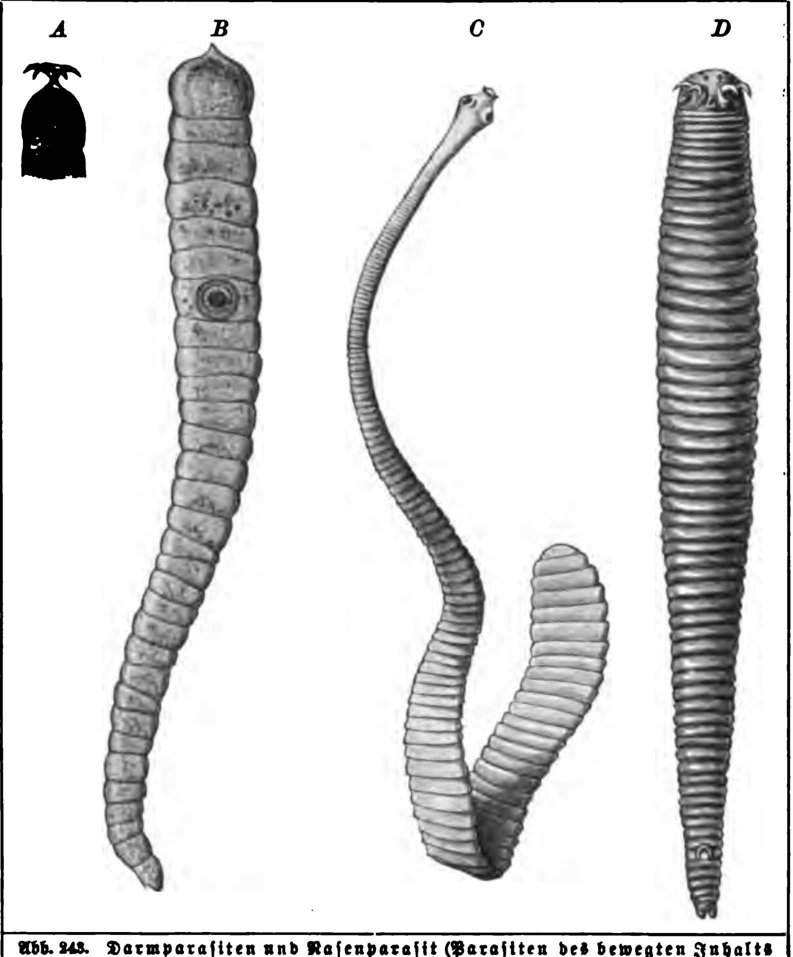


Abb. 243. Darmparasiten und Nasenparasit (Parasiten des bewegten Inhalts von Körperhöhlen). *A* Haftapparat. *B* Körper der Gregarine Taeniocystis mira Léger. Stark vergr. *C* Taenia (Hymenolepis) murina Duj. aus dem Darm der Ratte. Etwas vergr. *D* Linguatula serrata Fröhlich aus der Nase eines Hundes. Etwas vergr. Orig.

ähnlich sehen, daß man sie als Zungenwürmer bezeichnet hat. Das Studium der Entwicklungsgeschichte hat gezeigt, daß diese Linguatuliden wahrscheinlich mit den Milben am nächsten verwandt sind. Eine dieser Formen lebt im geschlechtsreifen Zustand in der Nasenhöhle des Hundes. Mitunter findet sie sich auch in der Stirn- und sogar in der Paukenhöhle. Das Jugendstadium kommt übrigens in den Eingeweiden, besonders den mesenterialen Lymphdrüsen, Leber und Lunge von Huftieren, Kaninchen, Katzen, Mensch usw. vor. Die Linguatuliden haben einen kieferlosen Mund, der von einem Chitinring umgeben ist; um ihn herum sind in vier Hauttaschen vier starke, spitze Klammerhaken angeordnet, welche in ihrer kraftvollen Wirkung an die Klammerapparate echter Ektoparasiten erinnern (Abb. 243 D).

Die in flüssigkeitserfüllten Hohlräumen des Körpers vorkommenden Parasiten haben eine verschiedene Ausbildung, je nachdem die betreffende Flüssigkeit regelmäßig in Bewegung sich befindet oder nicht. In der Gallen- und Harnblase finden sich, vor allen Dingen an den Wänden, verschiedenartige Parasiten. Besonders auffallend unter ihnen sind die zu den Protozoen gehörigen Myxosporidien, deren oft zentimetergroßer, amöboidbeweglicher Plasmakörper sich meist dem Epithel anschmiegt, doch findet man auch Individuen, welche frei in der Flüssigkeit flottieren. Die Gefahr, beim Entleeren der Blasen herausgepreßt zu werden, scheint nicht allzugroß zu sein, denn wir vermissen bei ihnen spezielle Anpassungen.

Um so deutlicher ausgebildet sind dergleichen Anpassungen bei denjenigen Formen, welche z. B. im Darm vorkommen, dessen Inhalt durch die Peristaltik einer regelmäßigen Bewegung unterworfen ist. Bei den Darmbewohnern sind Klammervorrichtungen sehr verbreitet (Abb. 243). Wir sehen sie schon bei den in Insektendärmen so häufig vorkommenden zu den

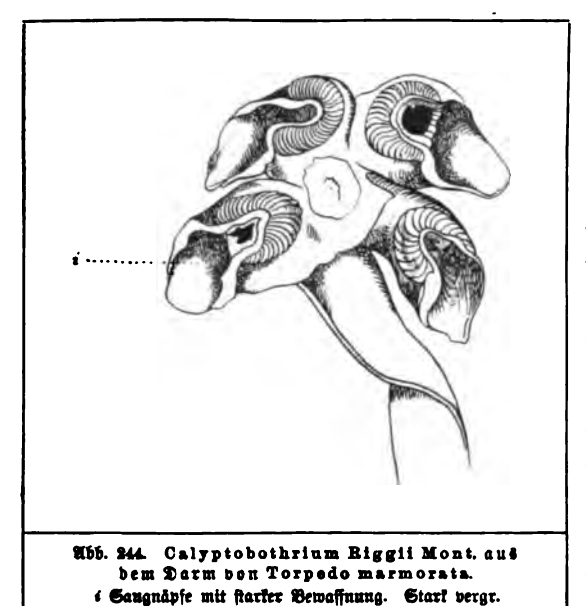


Abb. 244. Calyptobothrium Riggii Mont. aus dem Darm von Torpedo marmorata. i Saugnäpfe mit starker Bewaffnung. Stark vergr. Nach Monticelli.

Protozoen gehörigen Gregarinen. Der Vorderteil des Körpers dieser äußerlich an Bandwürmer oft auffällig erinnernden Protozoen, der sogenannte Epimerit, steckt wie eine Spitze mit Widerhaken im Darmepithel des Körpers (Abb. 243 A u. B). Besonders starke Entwicklung erfahren die Klammervorrichtungen bei den Bandwürmern, deren enorm verlängerter Körper ja für die Strömung eine große Angriffsfläche darbietet. Sehr regelmäßig sind bei ihnen Saugnäpfe ausgebildet, welche am Skolex in der Zahl von zwei, vier und mehr auftreten können. Bei manchen Formen, wie z. B. bei dem im Menschen vorkommenden Grubenkopf (Bothriocephalus), sind nur zwei Saugnäpfe vorhanden, bei Taenia saginata und den übrigen Tänien sind es vier (Abb. 243 C, 245). Zu ihnen kommt bei vielen Formen der sogenannte Hakenkranz, ein auf einer rüsselförmigen zentralen Verlängerung des Skolex, auf dem sogenannten Rostellum, angebrachter Kranz von nach hinten gerichteten Chitinhaken. Die Haken, welche übrigens bei manchen Formen in mehreren Reihen auftreten, sind durch Muskeln beweglich. Beim Einstechen wird ihre Spitze nach vorn gerichtet; indem sie dann durch Muskelzug und durch die Wirkung des vorgestreckten Rostellums nach hinten gerichtet wird, verankert sie den Bandwurm sehr fest in der Darmwand seines Wirtes. Bei Bandwürmern, welche in marinen Fischen, besonders in Rochen und Haien vorkommen, ist an Stelle des Hakenkranzes ein noch wirksamerer Klammerapparat ausgebildet. Bei diesen Tetrarhynchus-Arten finden sich vier lange, zurückziehbare Rüssel, die an ihrer Oberfläche mit einem dichten Kleid von rückwärtsgerichteten Haken besetzt sind (Abb. 246). Diese vier Rüssel werden in die Darmwand des Wirtes eingebohrt. Abb. 243 A—D zeigt die große Ähnlichkeit in der Ausbildung der Klammerapparate und im gesamten Habitus bei den Gregarinen, den Bandwürmern und Linguatuliden, welche sämtlich vorwiegend in Körperhohlräumen mit bewegtem flüssigem Inhalt parasitieren. Auch die oben schon erörterten Magenbremsen (Abb. 232 S. 287) befestigen sich mit Klammerhaken an der Magenschleimhaut.

Mit den Rundwürmern oder Nematoden sind die Kratzer oder Akanthocephalen nahe verwandt. Es sind dies eigentümliche darmlose, parasitische Würmer, welche am Vorderende einen Rüssel wie einen Handschuhfinger auszustülpen vermögen, der mit Haken vollkommen besetzt ist. Die Kratzer hängen außerordentlich fest an der Darmwand ihres Wirtes, so daß bei Echinorhynchus gigas Goeze, welcher oft in großer Menge im Dünndarm des Schweins vorkommt, an der Anheftungsstelle Entzündungen sich bilden, die mitunter zur Perforation und Bauchfellentzündung führen. Weniger stark sind die Wirkungen der in Geflügelarten, z. B. Gänsen, Enten, Schwänen, lebenden Formen,

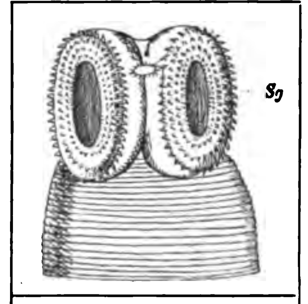


Abb. 245. Scolex von Taenia echinobothrida Mégnin aus dem Haushuhn. Sg Saugnapf. Vergr. 90 mal. Nach Mégnin.

während Echinorhynchus proteus Westr. (Abb. 227 S. 282) mit seinem Rüssel die Darmwand der Süßwasserfische, in denen er lebt, oft vollkommen durchbohrt und bei massenhaftem Vorkommen den Tod des Fisches herbeiführt. Auch unter den Nematoden gibt es nicht wenige Arten, speziell in der Familie der Strongyliden, welche eine Sauggrube um den Mund ausgebildet haben, mit deren Hilfe sie an der Darmwand anhaften. Wir werden auf diese gleich nachher bei der Besprechung der Ernährungsweise zurückkommen.

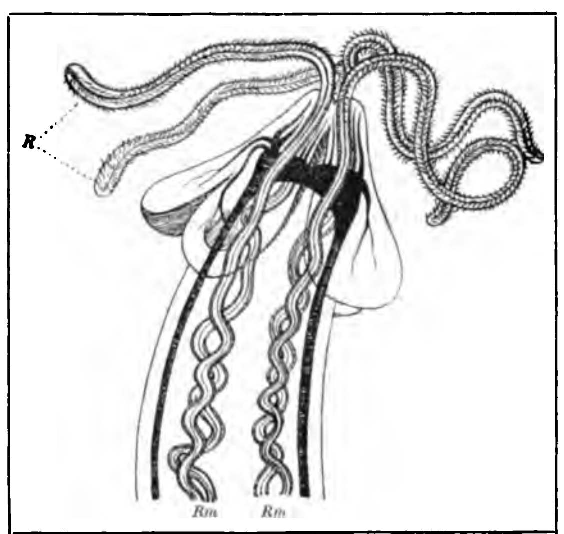


Abb. 246. Tetrarhynchus gracilis Wagen. aus Orthagoriscus mola. *R* Hakenbesetzte „Rüssel"; *Rm* Rückziehmuskeln derselben. Stark vergr. Nach Lang. Abgeändert.

Borstenkränze und stachelbedeckte Fluren sind bei Darmparasiten nicht selten vorhanden, so bei Nematoden (z. B. Dispharagus uncinatus Roed. aus Gans und Ente) und vor allem bei Insektenlarven (vgl. Abb. 248, ferner 231, 232, 233). Sie spielen eine Rolle bei den Bewegungen der Tiere im Darm oder bei ihren Wanderungen durch die Gewebe. Bei manchen Parasiten, welche in Därmen leben, deren Inhalt grob ist und aus größeren, harten Stücken besteht, weist die Körpergestalt oft eigenartige Beziehungen zur Fortbewegungsweise auf. Enterognathus comatulae Giesb. z. B. ist ein parasitisches Kopepod, welches im Darm des Krinoiden Antedon rosacea vorkommt. Der Körper dieses Flohkrebses ist so in die Länge gestreckt, daß er an einen Borstenwurm oder Tausendfüßler im Habitus erinnert (Abb. 247). Die Beine, kurz und kräftig, mit gebogenen Klauen versehen, dienen vortrefflich dazu, den Leib durch den Darminhalt des Wirts vorwärts zu stemmen. Die Infusorien, welche im Pansen der Wiederkäuer und im Blinddarm der Pferde zwischen den gärenden Pflanzenteilen leben, haben ähnlich bizarre Formen wie die im Termitendarm zwischen Holzteilchen regelmäßig vorkommenden Flagellaten (Abb. 249). Diese Übereinstimmung ist sicher keine zufällige, sondern steht in allerdings noch nicht näher erforschtem Zusammenhang mit den Bedingungen des Aufenthaltsortes der Arten.

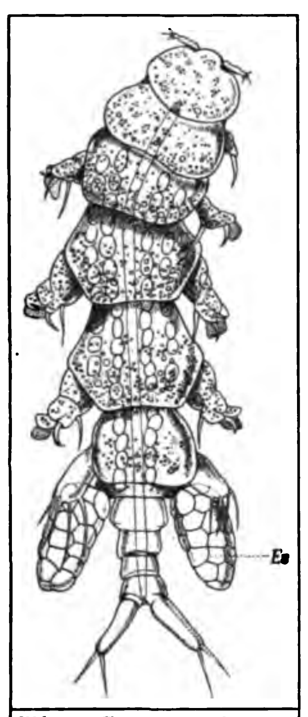


Abb. 247. Enterognathus comatulae Giesb. *Es* Eisäckchen. Stark vergr. Nach Giesbrecht.

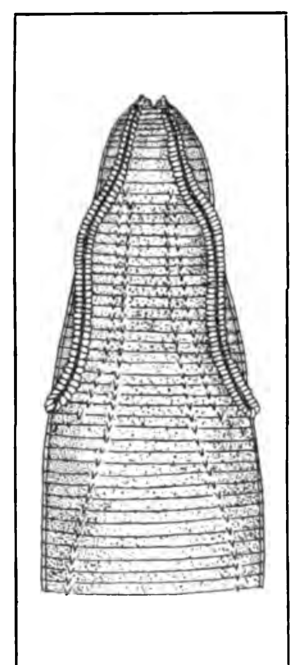


Abb. 248. Kopfende von Dispharagus uncinatus Roed. aus der Speiseröhre der Gans. Vergr. ca. 20 mal. Nach Csokor aus Fiebiger.

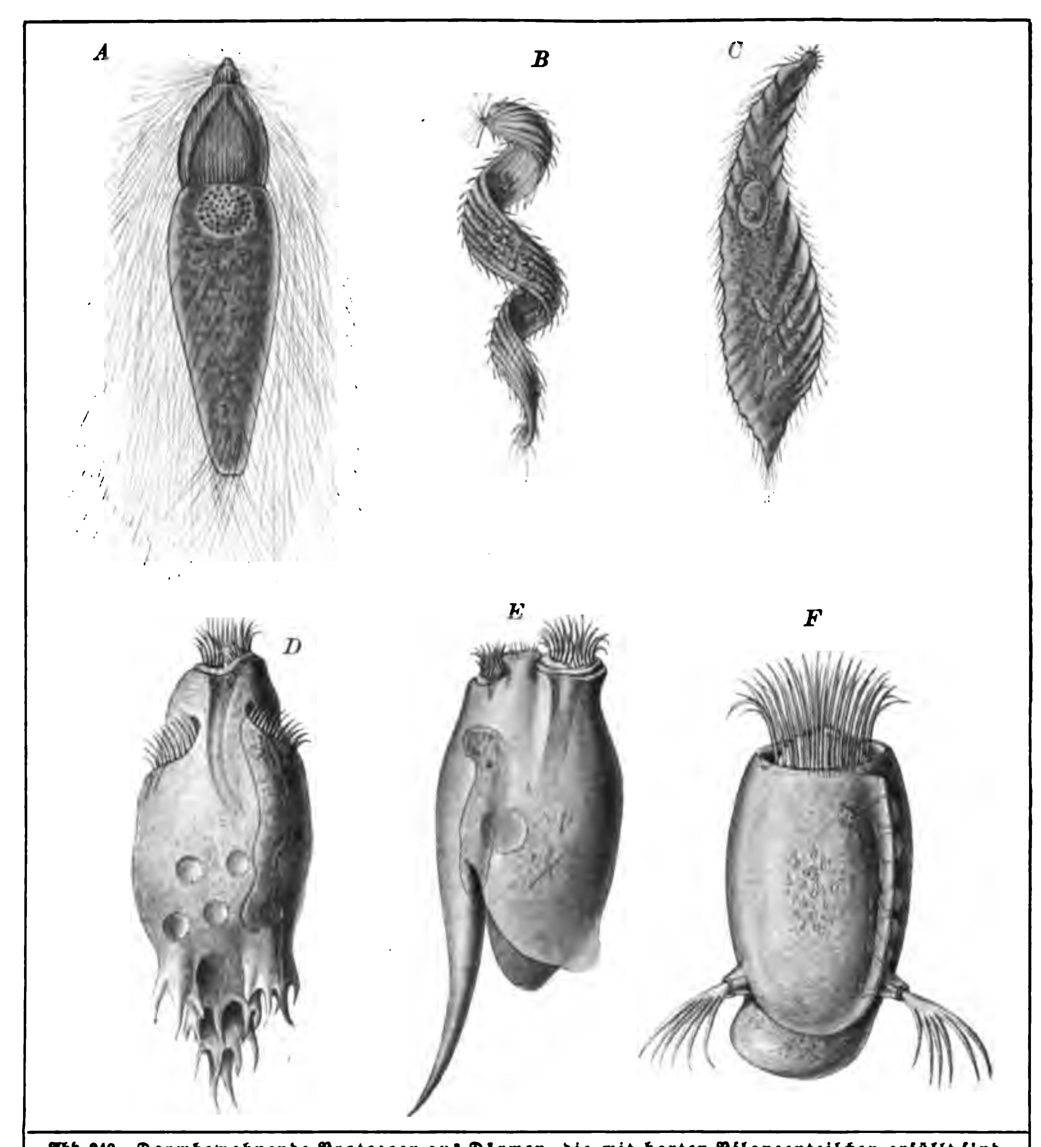


Abb. 249. Darmbewohnende Protozoen aus Därmen, die mit harten Pflanzenteilchen erfüllt sind.
A—C Flagellaten aus Termiten, *D—F* Infusorien aus Huftieren.
A Trichonympha agilis Leidy; *B* Dinenympha gracilis Leidy; *C* Pyrsonympha vertens Leidy; *D* Ophryoscolex caudatus Eberl. aus dem Rind; *E* Entodinium caudatum Stein aus dem Rind; *F* Cycloposthium bipalmatum Fior. aus dem Blindbarm des Pferdes.

Wir wenden uns nun noch denjenigen Formen zu, welche in dem bei der Zirkulation in ständiger Bewegung befindlichen Blut der Tiere vorkommen. Wir müssen da zwei Gruppen unterscheiden: die Blutplasmabewohner und diejenigen, welche in den Blutkörperchen schmarotzen. Unter den Blutplasmabewohnern (Abb. 250) sind die meisten (Trypanosomen, Spirochaeten) so klein, daß sie ohne weiteres dem Blutstrom, selbst bis in feine Kapillaren hinein zu folgen vermögen. Nur wenige Schmarotzer, speziell Würmer halten sich in bestimmten Teilen des Kreislaufsystems auf und besitzen dann auch gewisse Vorrichtungen, um sich an der Wand der Blutgefäße anzusaugen. So kommt Schistosomum haematobium Bilharz (Abb. 250 D) in Pfortader, Darm- und Harnblasenvenen des Men-

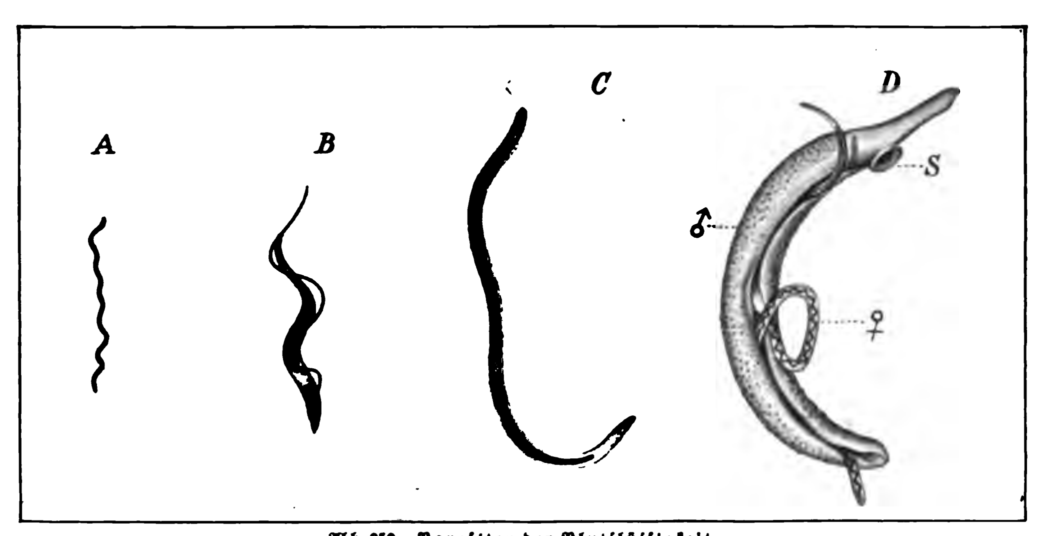


Abb. 250. Parasiten der Blutflüssigkeit.
A Spirochaeta duttoni, Erzeugerin des afrikanischen Rückfallfiebers; *B* Trypanosoma gambiense, Schlafkrankheitsparasit; *C* Filaria sanguinis hominis; *D* Schistosomum haematobium, *S* Saugnapf. Z. T. Original.
Alle stark vergr., besonders *A—C*.

schen, Schistosomum crassum S. in den entsprechenden Gefäßen von Rindern, Pferden und Schafen vor. Knotenbildungen und Entzündungserscheinungen an den Gefäßen sind die Folge der Anwesenheit dieser gefährlichen Parasiten. Die übrigen Bewohner des Blutplasmas haben oft in noch ausgesprochenerem Maße, als dies schon bei Schistosomum erkennbar war, eine fadenförmig verlängerte Körpergestalt. Wie kleine Schlängelchen sieht man sie zwischen den roten Blutkörperchen umherschwimmen. Es ist sehr auffallend, zu beobachten, daß bei Organismen, die im System so weit voneinander entfernt sind, wie die den Bakterien nahestehenden Spirochaeten, die zu den Flagellaten gehörigen Trypanosomen und die den Nematoden zuzurechnenden Filarien, der Blutparasitismus vollkommen übereinstimmende Körpergestalt und Bewegungsformen veranlaßt hat (Abb. 250 A—C). Übrigens sind alle diese kleinen Blutparasiten nicht auf das Blut selbst beschränkt, sondern sie vermögen auch in andere Körperflüssigkeiten einzudringen. Sie kommen in Lymphgefäßen, in der Cerebrospinalflüssigkeit, in dem feuchten Überzug von Schleimhäuten usw. vor. Die Blutfilarien, welche bei Tier und Menschen parasitieren, erzeugen bei letzterem durch Verstopfung der Lymphgefäße jene merkwürdigen Krankheitserscheinungen, welche als Elefantiasis bezeichnet werden, und welche im extremen Fall zu monströsen Anschwellungen oberflächlicher Körperpartien, wie der unteren Extremitäten und des Skrotums, führen können (Abb. 251).

Noch kleiner als die Schmarotzer der Blutflüssigkeit müssen natürlich die Blutkörperchenbewohner (vgl. Abb. 272 S. 320) sein. Die meisten von ihnen bewohnen die roten Blutkörperchen, in denen sie eine mehr oder minder abgerundete Gestalt annehmen, wachsen und sich vermehren. Wenn die Sprößlinge auswandern, um neue Blutkörperchen zu infizieren, und bei der ersten Infektion des Blutes der Wirte besitzen auch diese Arten, solange sie im Blutplasma schwimmen, Gestalten, welche an diejenigen der vorher besprochenen Gruppe erinnern. Diese Wanderformen sind länglich, an beiden Enden zugespitzt und somit geeignet, nicht nur im Blute sich vorwärts zu bewegen, sondern auch sich in die roten Blutkörperchen einzubohren (Abb. 272, 15, 17 S. 320). Aus dieser Gruppe sind besonders hervorzuheben: die Malariaparasiten (Plasmodium), die Parasiten der Blutharnruhr und ähnlicher Krankheiten (Babesien), die Hämogregarinen und Verwandten, sowie eine ganze Anzahl

noch wenig erforschter außerordentlich kleiner Parasiten.

Ganz andere Anpassungen als die Bewohner von Körperhöhlen zeigen die **Gewebeparasiten**. Sie finden sich in den Organen ihrer Wirte, meist in Form von ruhenden Cysten. Sie selbst sind mehr oder minder abgekugelt oder zusammengerollt, und das Wirtsgewebe hat um sie herum eine bindegewebige Hülle abgeschieden. So finden wir in Fischen und Insekten die kugeligen Cysten von allerhand Sporozoen. Abgekapselt sind auch die Stadien zahlreicher Würmer, wie z. B. die Finnen der Bandwürmer, von denen manche wie die Finne von Taenia solium (Abb. 253) kaum 1 cm Durchmesser erreichen, während die Riesenblasen von Taenia echinococcus einen Durchmesser von 40—50 cm und ein Gewicht von vielen kg erreichen können. In bindegewebigen Kapseln finden sich auch die Muskeltrichinen, viele Nematoden, zahlreiche Trematoden und Bandwürmer. Natürlich haben alle diese Formen während des eingekapselten Stadiums ihre Beweglichkeit aufgegeben. Sie alle bedürfen aber, um in das Gewebe ihres Wirtes einzuwandern, irgendeiner Form der Beweglichkeit. Die in den Geweben schmarotzenden Protozoen besitzen entweder Wanderstadien, welche es ihnen erlauben, sich durch das Gewebe hindurchzubohren, oder sie werden mit der Blutflüssigkeit in die verschiedenen Teile des Körpers getragen. Letzteres gilt auch für zahlreiche der zu den höheren Tieren gehörigen Parasiten. Wenn die Muttertrichine in der Dünndarmwand des Menschen ihre lebende Brut zur Welt gebracht hat, so bohren sich die kleinen Würmchen vollends durch die Darmwand hindurch, geraten in die Lymphgefäße, von ihnen durch die Pfortader oder auf anderen Wegen in den Blutstrom (vgl. Abb. 271, 4 S. 316) und kreisen in ihm eine Zeit-

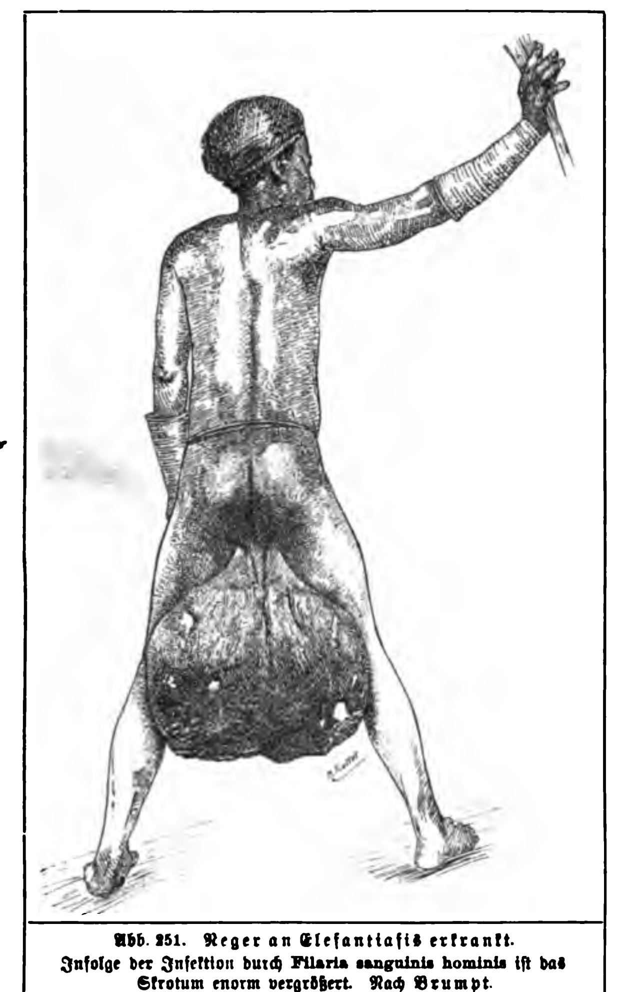


Abb. 251. **Neger an Elefantiasis erkrankt.** Infolge der Infektion durch *Filaria sanguinis hominis* ist das Skrotum enorm vergrößert. Nach Brumpt.



Abb 252. **Füße von Eingeborenen mit Geschwüren, verursacht durch *Filaria medinensis*.** Heilmethode durch Aufwickeln der Würmer um Hölzchen. Nach Blanchard.

lang, als seien sie echte Blutparasiten. Doch bald kommt ihre Reise in den engen Kapillaren einiger Muskelgruppen zum Stocken. Während man sie vorher im freien Blut, z. B. in den Herzkammern in größerer Menge antreffen konnte, sammeln sie sich jetzt in den engen Kapillaren lebhaft funktionierender Muskeln. Die Muskeln des Zwerchfells und diejenigen, welche die Extremitäten bewegen, sind die Stellen, an denen sie sich vorwiegend anhäufen. Dort dringen sie aus den Haargefäßen in die Muskelfasern ein, rollen sich zusammen und werden von dem Gewebe abgekapselt (Abb. 271, 5—7 S. 316). Sie erlangen ihre freie Beweglichkeit erst wieder, wenn sie in den Darm eines neuen Wirtes, der das infizierte Fleisch genossen hat, gelangt sind, um dort zur Geschlechtsreife heranzuwachsen. Obwohl sie nicht eigentliche Gewebeparasiten sind, seien hier auch die Larven des Grubenwurmes (Ankylostoma duodenale vgl. Abb. 258) erwähnt, die sich im Wasser entwickeln und aus diesem direkt in die Haut des Menschen dringen können, worauf sie durch die Gewebe wandern, ehe sie mit Hilfe des Blutstroms, meist auf dem Umweg über die Lungen, in den Darm gelangen.

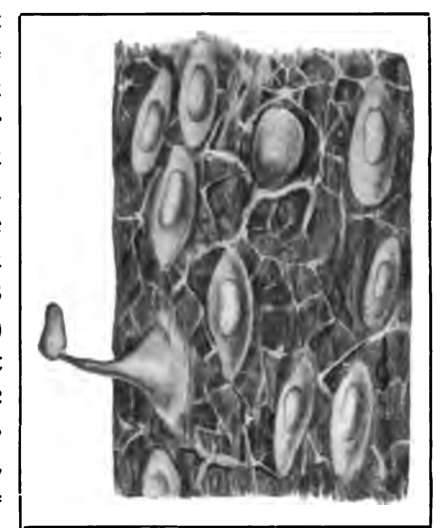


Abb. 253. Cysticercus cellulosae, das Finnenstadium von Taenia solium in der Muskulatur des Schweins. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Manche Filarien (Filaria medinensis, F. loa usw.) leben dauernd in den Geweben ihrer Wirte und sind z. B. sogar imstande, dieselben auch in erwachsenem Zustand noch zu durchwandern. Filaria medinensis z. B. wandert in die Haut und erzeugt da Geschwüre, aus denen man sie herausholt, indem man ihren langen Körper allmählich auf kleinen Hölzchen aufwickelt (Abb. 252 S. 298).

Auch die in den Geweben eingeschlossenen Finnen der Bandwürmer haben einen Teil der Reise dorthin mit eigenen Kräften angetreten. Hatte ein Tier von Eiern erfüllte Körperteile des Bandwurmes verschluckt, so schlüpften in seinem Magen oder Darm aus der Eischale kleine eigenartige Larven, die sogenannten Onkosphären, aus, welche mit drei Paar spitzer scharfer Haken versehen waren (Abb. 254); mit deren Hilfe wühlten sie sich durch Darmwand und Gewebe hindurch, bis sie eventuell auch unter Mithilfe des Blutstromes an die Stelle gelangten, wo sie zur bewegungsunfähigen Finne heranwuchsen. Noch ausgesprochener ist die Verschiedenheit zwischen Wanderstadien und Ruhestadien bei solchen Parasiten, deren Larven eine gewisse Zeit hindurch frei leben. So sind die im freien Wasser ausschlüpfenden ersten Larvenstadien (Abb. 255, 3 u. 4) der Saugwürmer (Trematoden) mit einem Flimmerkleid versehen, mit dessen Hilfe sie an ihre ersten Wirte, z. B. Schnecken, heranschwimmen. Auch die weiteren Larvenstadien der gleichen Arten können mit besonderen Bewegungsorganen versehen sein. Die sogenannten Redien (Abb. 255, 6) haben stummelartige Körperfortsätze, mit deren Hilfe sie sich im Körper ihrer Wirte weiterschlängeln können, und die kaulquappenähnlich aussehenden Cerkarien (Abb. 255, 7) haben einen Ruderschwanz, der ihnen erlaubt, sich im Wasser schwimmend zu bewegen, ehe sie an die Stätte gelangen, an der sie in einer Cyste eingeschlossen, sich in den jungen Saugwurm umwandeln. Ja viele Cerkarien sind am Vorderende mit Stiletts

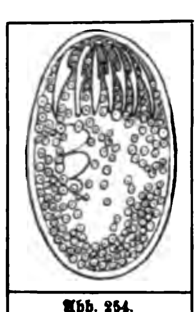


Abb. 254. Sechshakige Larve Oncosphaera des Bandwurms Gyrocotyle rugosa Dies. Stark vergr. Nach Spencer aus Bronn.

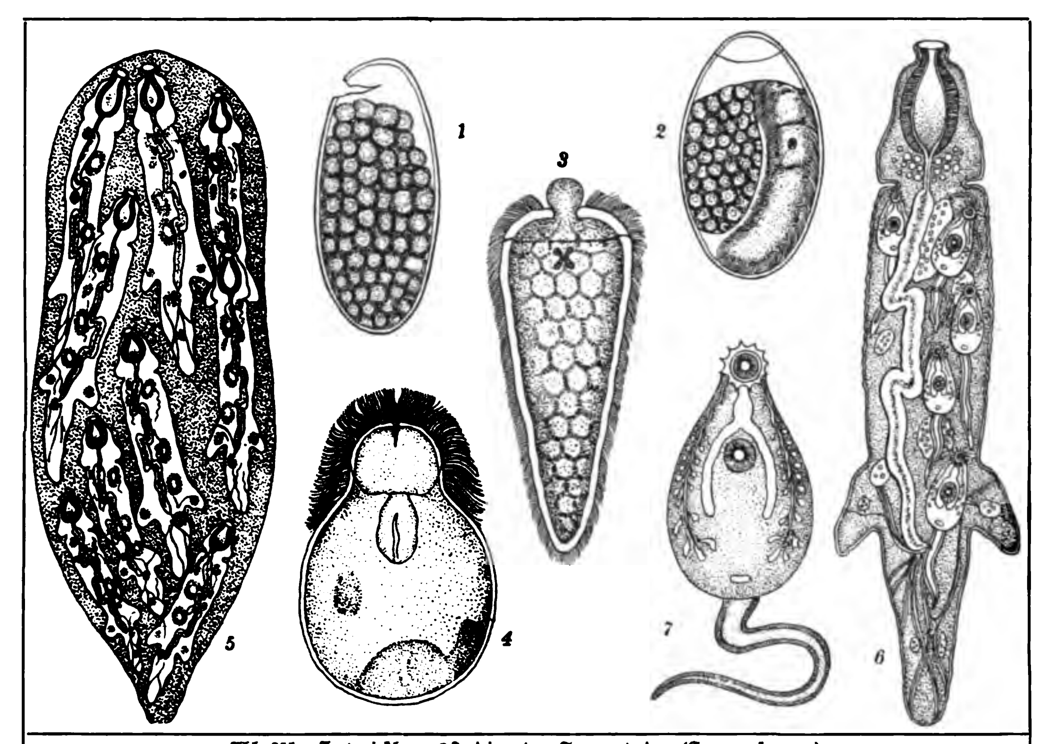


Abb. 255. Entwicklungsstadien der Trematoden (Saugwürmer).
1 Ei mit aufspringendem Deckel von Dicrocoelium lanceatum, dem kleinen Leberegel; *2* Ei mit bewimperter Larve und Dotterzellenmasse von Fasciola hepatica, dem großen Leberegel; *3* bewimperte Larve (Miracidium) von Fasciola hepatica; *4* etwas älteres Embryonalstadium von Dicrocoelium lanceatum; *5* Sporocyste mit Redien; *6* Redie mit Cerkarien von Echinostomum echinatum; *7* Cerkarie der letzteren Art. Alle stark, aber verschieden vergr. Nach Csokor aus Fiebiger.

versehen, die ihnen zum Einbohren in ihre Wirte, besonders Insektenlarven, dienen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch Trematoden, die in höheren Tieren schmarotzen, wie z. B. Schistosomum-Arten, im Cerkarienzustand sich durch deren Haut einbohren.

Eine besonders eigenartige Gruppe unter den Entoparasiten bilden die Zellparasiten. Sie sind alle selbst einzellige Organismen. Als jugendliche Individuen bringen sie in den Zellkörper ein, drängen oft dessen Kern zur Seite, während sie auf Kosten des Protoplasmas heranwachsen, und fügen ihm beträchtliche Schädigungen zu. Als charakteristische Zellparasiten heben wir die Coccidien und die Hämosporidien unter den Sporozoen hervor. Viele dieser Zellparasiten sind ganz spezialistisch an bestimmte Zellformen angepaßt. So kommen Coccidienarten ausschließlich in den Epithelzellen bestimmter Organe, die Mehrzahl der Hämosporidien in den roten Blutkörperchen der Wirbeltiere vor. Die weitestgehende Spezialisation zeigen einige wenige Formen, welche die Tendenz haben, in den befallenen Zellen in die Kerne einzudringen. Solche Zellkernparasiten sind z. B. die Coccidien Karyophagus salamandrae und Cyclospora caryolytica.

Alle Entoparasiten leben abgeschlossen vom Licht. Im Zusammenhang damit erscheinen die meisten von ihnen blaß, weißlich gefärbt. Körperpigmente fehlen ihnen fast stets. Sind sie einmal lebhafter gefärbt, so kann dies durch Einschlüsse besonderer Art bedingt sein. So schimmert bei den Formen, die sich von Blut ernähren, das Hämoglobin durch die Körperwand hindurch, oder es erscheint in dunkelgefärbten Umwandlungsprodukten. Bei den Saugwürmern ist der bluterfüllte, dunkelgefärbte Darm leicht am lebenden Tier von außen zu erkennen. Bei den Malariaparasiten wandelt sich der Blutfarbstoff in ein dunkel-

braunes bis schwarzes Pigment um. Die Myxosporidien, welche die Gallenblase von Fischen bewohnen, sind durch deren Gallenfarbstoff grün, gelb oder rotbraun gefärbt. Bei den Eingeweidewürmern, besonders den Saug- und Bandwürmern, deren Körper sonst von gleichmäßiger Blässe ist, schimmern vielfach die dunkelgefärbten Eischalen, welche den Uterus erfüllen, als braune oder schwärzliche Partien durch die äußeren Körperschichten hindurch.

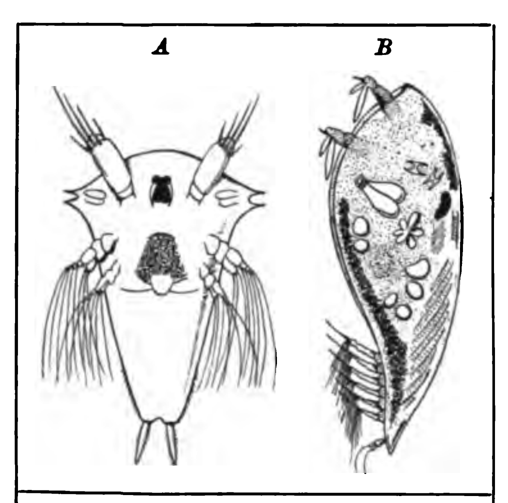


Abb. 256. Larven von Sacculina carcini. *A* Cyclopsstadium; *B* Cyprisstadium. Beide mit Augenflecken und Bewegungsorganen. Stark vergr. Nach Delage.

Ganz im Gegensatz hiezu sind die Ektoparasiten vielfach sehr lebhaft gefärbt. Ich denke hiebei nicht nur an zeitweilige Parasiten wie Sapphirina (Abb. 239 S. 290), welche wie ein Edelstein durch das Meerwasser funkelt, sondern an die zahlreichen dunkelbraun und schwärzlich pigmentierten ektoparasitischen Trematoden, an Kopepoden, bunte parasitische Asseln u. dgl.

Ektoparasiten und Entoparasiten unterscheiden sich auch sehr wesentlich in der Ausbildung von Sinnesorganen und Nervensystem. Bei den Ektoparasiten finden wir oft Sinnesorgane der verschiedensten Typen und in relativ guter Ausbildung. Sie sind allerdings nicht so vollkommen entwickelt wie bei den freilebenden Tieren, aber die Reduktionen gehen nicht über das Maß dessen, was wir bei den sessilen Tieren kennen lernten, hinaus. Sowohl bei Ektoparasiten als auch bei Entoparasiten besitzen die Larvenstadien Sinnesorgane, welche dem erwachsenen Tier fehlen. Stets handelt es sich in solchen Fällen um Parasiten, deren Jugendstadien eine Periode freien Lebens durchmachen. So haben die Larven der parasitischen Krebse vielfach die gleiche Organisationsstufe, wie sie für die Larven ihrer freilebenden Verwandten charakteristisch ist (Abb. 256).



Abb. 257. Sacculina carcini. Parasitischer Krebs aus der Gruppe der Rhizocephalen am Hinterleib der Krabbe Carcinus maenas. Die Krabbe ist so dargestellt, als sei sie durchsichtig und als schimmere das Wurzelgeflecht der Saugröhren des Parasiten durch ihre Körperwand durch. Nat. Größe. Orig.

Bei stark abgeänderten Parasiten hat man vielfach nur an der Organisationshöhe der Larven die verwandtschaftlichen Beziehungen der be-

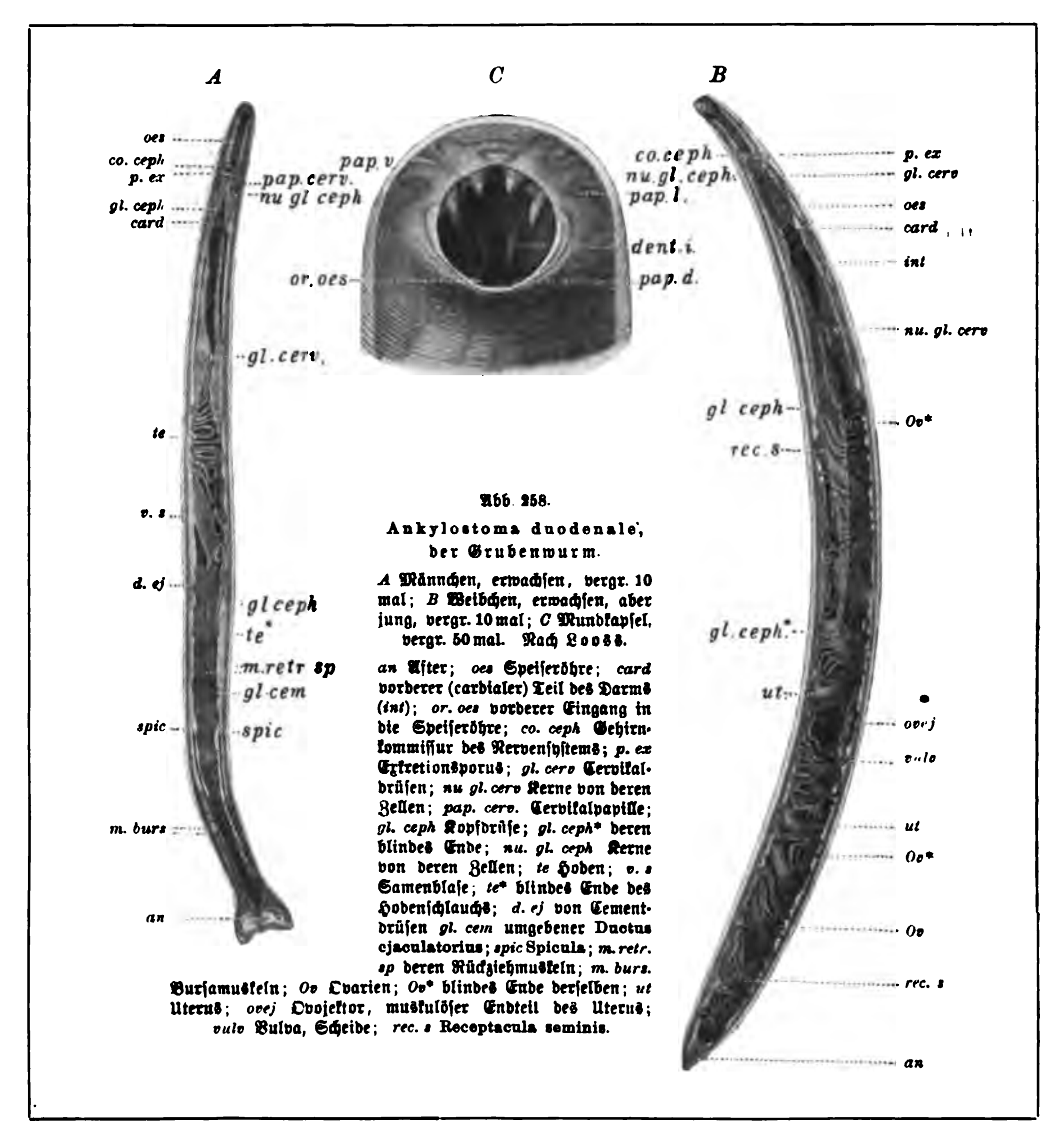


Abb. 258.
Ankylostoma duodenale, der Grubenwurm.

A Männchen, erwachsen, vergr. 10 mal; *B* Weibchen, erwachsen, aber jung, vergr. 10 mal; *C* Mundkapsel, vergr. 50 mal. Nach Looss.

an After; *oes* Speiseröhre; *card* vorderer (cardialer) Teil des Darms (*int*); *or. oes* vorderer Eingang in die Speiseröhre; *co. ceph* Gehirnkommissur des Nervensystems; *p. ex* Exkretionsporus; *gl. cerv* Cervikaldrüsen; *nu gl. cerv* Kerne von deren Zellen; *pap. cerv.* Cervikalpapille; *gl. ceph* Kopfdrüse; *gl. ceph** deren blindes Ende; *nu. gl. ceph* Kerne von deren Zellen; *te* Hoden; *v. s* Samenblase; *te** blindes Ende des Hodenschlauchs; *d. ej* von Cementdrüsen *gl. cem* umgebener Ductus ejaculatorius; *spic* Spicula; *m. retr. sp* deren Rückziehmuskeln; *m. burs.* Bursamuskeln; *Ov* Ovarien; *Ov** blindes Ende derselben; *ut* Uterus; *ovej* Ovojektor, muskulöser Endteil des Uterus; *vulv* Vulva, Scheide; *rec. s* Receptacula seminis.

treffenden Arten erkennen können. Das gilt z. B. für die Rhicozephalen, jene eigentümlichen Schmarotzerkrebse, deren häufigste Arten unter dem Schwanze von Krabben angeheftet gefunden werden (Abb. 257). Aber selbst bei so vollkommen an den Entoparasitismus angepaßten Tieren wie den digenen Trematoden finden sich Larvenstadien mit deutlichen Augenflecken. Bei den erwachsenen Parasiten, welche in höherem Grade an den Parasitismus angepaßt sind, fehlen jedoch stets Lichtsinnesorgane. Ebenso suchen wir vergeblich nach den Organen des Gleichgewichtssinnes, die ja nur für lebhaft bewegliche Tiere von Bedeutung sind. Dagegen sind in den wenigen Fällen, welche darauf hin genauer untersucht worden sind, Organe nachgewiesen worden, welche jedenfalls den chemischen Sinnen und dem Tastsinn dienen. Eine hohe Ausbildung auch dieser Sinne scheinen ja viele Parasiten entbehren zu können, denn, wenn sie einmal am Sitz ihrer Entwicklung angelangt sind, so sind sie weder Gefährdungen ausgesetzt, noch spielt für viele von ihnen Auswahl der Nahrung eine Rolle. Immerhin mögen die tatsächlich nachgewiesenen Sinnesorgane eine Rolle im Geschlechtsleben spielen.

Die Erforschung der Sinnesorgane dieser Parasiten ist ein Feld, welches noch sehr wenig in Angriff genommen ist und interessante Ergebnisse verspricht.

Bei der geringen Ausbildung der Sinnesorgane und des Bewegungsapparates kann uns die Einfachheit des Nervensystems und speziell seiner Zentralorgane nicht in Erstaunen setzen.

Wenden wir uns nunmehr dem Stoffwechsel der Parasiten und seinen Organen zu, so müssen wir diejenigen Formen, welche sich aktiv ernähren, und diejenigen, bei denen die Nahrung in flüssiger Form durch die Körperwand eindringt, gesondert behandeln. Alle weniger weitgehend an den Parasitismus angepaßten Formen nehmen in aktiver Tätigkeit durch eine Mundöffnung die Nahrung in das Innere ihres Körpers auf. Die parasitischen Protozoen, so die Darmamöben und Infusorien, unterscheiden sich vielfach in ihrem Körperbau prinzipiell gar nicht von ihren freilebenden Verwandten. Viele von ihnen nehmen sogar geformte Nahrung zu sich, Teile der Gewebe ihres Wirtes, wie die Dysenterie-Amöbe, oder Bakterien und Nahrungsbrocken, wie das für Darmflagellaten und manche Darminfusorien nachgewiesen ist.

Unter den vielzelligen Parasiten sind besonders diejenigen mit gut ausgebildeten Mundwerkzeugen und einem vollständig entwickelten Darm versehen, welche Blut und Gewebesäfte saugen. Die parasitischen Kopepoden besitzen stilettartige Mundgliedmaßen und einen Saugapparat (Abb. 240 S. 291); die Saugwürmer haben an ihrem Anfangsdarm sehr kräftige muskulöse Anschwellungen, welche als Saugpumpen wirken, und manche Nematoden weisen in ihren zum Anklammern benützten Mundkapseln scharfe, kräftige Hornzähne auf, welche zum Annagen des Darmepithels gebraucht werden. Als Beispiel für letztere Ernährungsweise möge der Grubenwurm, Ankylostoma duodenale, dienen (Abb. 258). Andere Formen aus dieser Gruppe sind mit zahlreichen feinen Hornzähnchen und Stacheln in der Mundregion versehen, deren Funktion dahin gedeutet wird, daß sie durch Reizung der Schleimhaut Entzündung und gesteigerten Blutzufluß bedingen (vgl. Abb. 248 S. 295). Die oben besprochenen parasitischen Insektenlarven besitzen vielfach die gleichen Freßwerkzeuge wie ihre in Pflanzen oder anderen Substanzen lebenden Verwandten. Manche von ihnen, speziell Schlupfwespenlarven, besitzen für den Parasitismus besonders geeignete Saugorgane.

Die in den Geweben und im Darm lebenden Parasiten sind auf eine ganz besondere Art der Ernährung angewiesen. Ja, ihr ganzer Stoffwechsel muß sich unter eigenartigen Bedingungen abwickeln. Sie leben in hochkonzentrierten, organischen Flüssigkeiten und die Säfte, welche sie umgeben, enthalten Substanzen, die ein tierischer Organismus ohne komplizierte Vorbearbeitung ausnützen kann. Die in Geweben lebenden Schmarotzer werden ihren Sauerstoffbedarf wohl in einer ähnlichen Weise wie die Gewebe selbst durch das Blut des Wirtes zugeführt erhalten. In vielen Fällen werden sie aber mit sehr geringen Quantitäten von Sauerstoff auskommen müssen. Das gilt in noch erhöhtem Maße von den Bewohnern der Darmflüssigkeit; denn die letztere pflegt ja vollkommen sauerstofffrei zu sein. In solchen Darmparasiten haben wir also Vertreter der anaërobiontischen Tiere zu erblicken. Ähnlich wie wir es früher für saprozoische Tiere kennen gelernt haben (vgl. S. 259 u. 260), müssen diese Parasiten ohne freien Sauerstoff leben. So leben in der Darmflüssigkeit Amöben, Flagellaten, Infusorien, Gregarinen und vor allem viele Würmer. Von letzteren seien besonders die Bandwürmer, die Nematoden und die Akanthocephalen hervorgehoben.

Wie die anaërobiontischen Bakterien müssen diese parasitischen Tiere eine andere Kraftquelle benützen, als sie den sauerstoffatmenden Tieren zur Verfügung steht. Während bei letzteren die Energie für die vom Körper geleistete Arbeit durch die Verbrennung von Fett

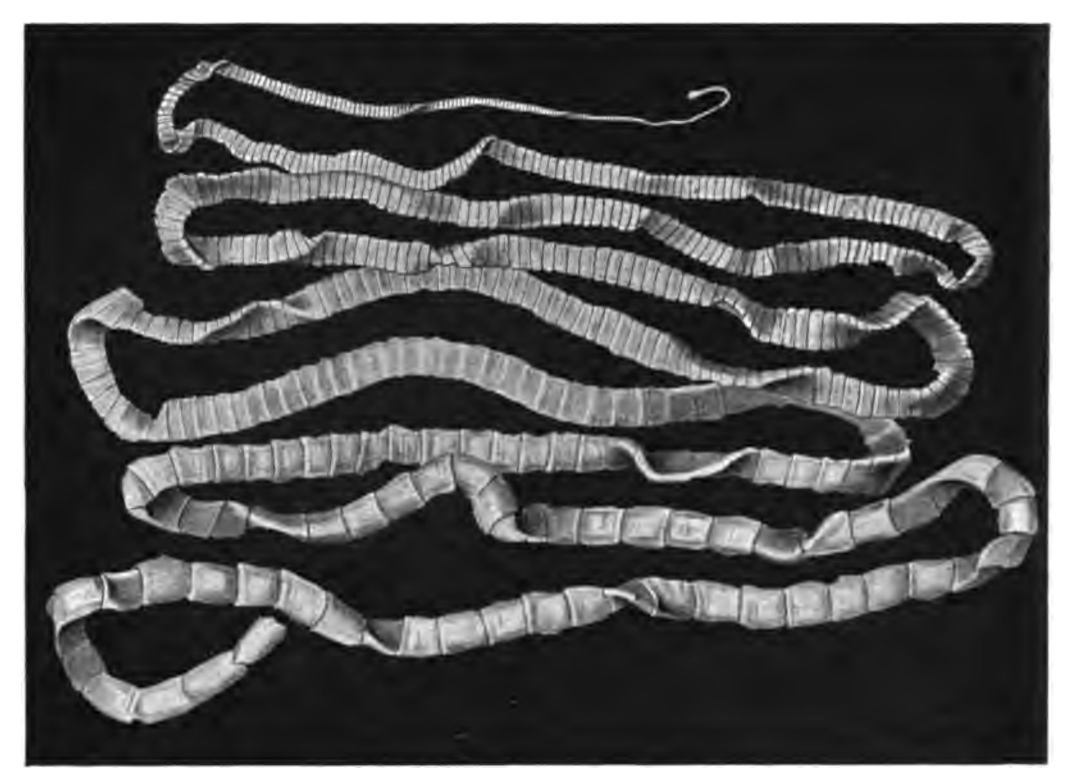


Abb. 259. Bandwurm Taenia solium L. aus dem Menschen.
Verkl. 1/2. Orig. nach der Natur.

und anderen Substanzen mit Hilfe des Luftsauerstoffes geliefert wird, müssen die anaërobiontischen Organismen eine andere Kraftquelle ausnützen. Untersuchungen, welche speziell von Weinland ausgeführt worden sind, haben gezeigt, daß bei ihnen als Reservesubstanz Glykogen eine Hauptrolle spielt. Speziell bei dem Spulwurm konnte er nachweisen, daß dieses Glykogen bei den körperlichen Leistungen des Tieres unter Freiwerden von Kohlensäure und Valeriansäure gespalten wird. Weinland hat diesen eigenartigen Vorgang als „tierische Gärung" bezeichnet und ihn ganz richtig mit bakteriellen Gärungen verglichen, wie sie beispielsweise in der Buttersäuregärung uns entgegentritt, bei welcher Dextrose in Buttersäure, Kohlensäure und Wasserstoff gespalten wird. Da das Glykogen außer bei den Askariden auch bei vielen anderen Darmparasiten eine große Rolle spielt, so sind wir zu der Annahme berechtigt, daß bei ihnen ähnliche Zersetzungen als Quelle der von ihnen aufgewendeten Energie in Betracht kommen. Solche anaërobe Organismen gewinnen ihre für die körperlichen Leistungen notwendige Energie nicht durch Oxydation wie die aëroben Organismen, sondern durch Spaltung. Die Ausnützung des in Ascaris aus Dextrose gebildeten Glykogens ist eine sehr verschwenderische. Valeriansäure hat noch eine hohe Verbrennungswärme, und Weinland hat berechnet, daß bei dieser tierischen Gärung weniger als 25 % der sonst bei Dextroseverbrennung im höheren Tier erzielten Kalorien für Ascaris nutzbar gemacht werden. Eine derartig geringe Ausnützung der Nahrungs- bzw. Reservestoffe können sich nur Tiere leisten, die in einem Überfluß leicht zugänglicher Nährstoffe leben.

Die hohe Konzentration und die durch den Wirt bereits eingeleitete Verdauung der den Parasiten umgebenden Nährsäfte erspart ihm einen großen Teil der Arbeit, welche andere Tiere zu leisten haben. So sehen wir denn bei den Parasiten das wichtigste Organ der Ver-

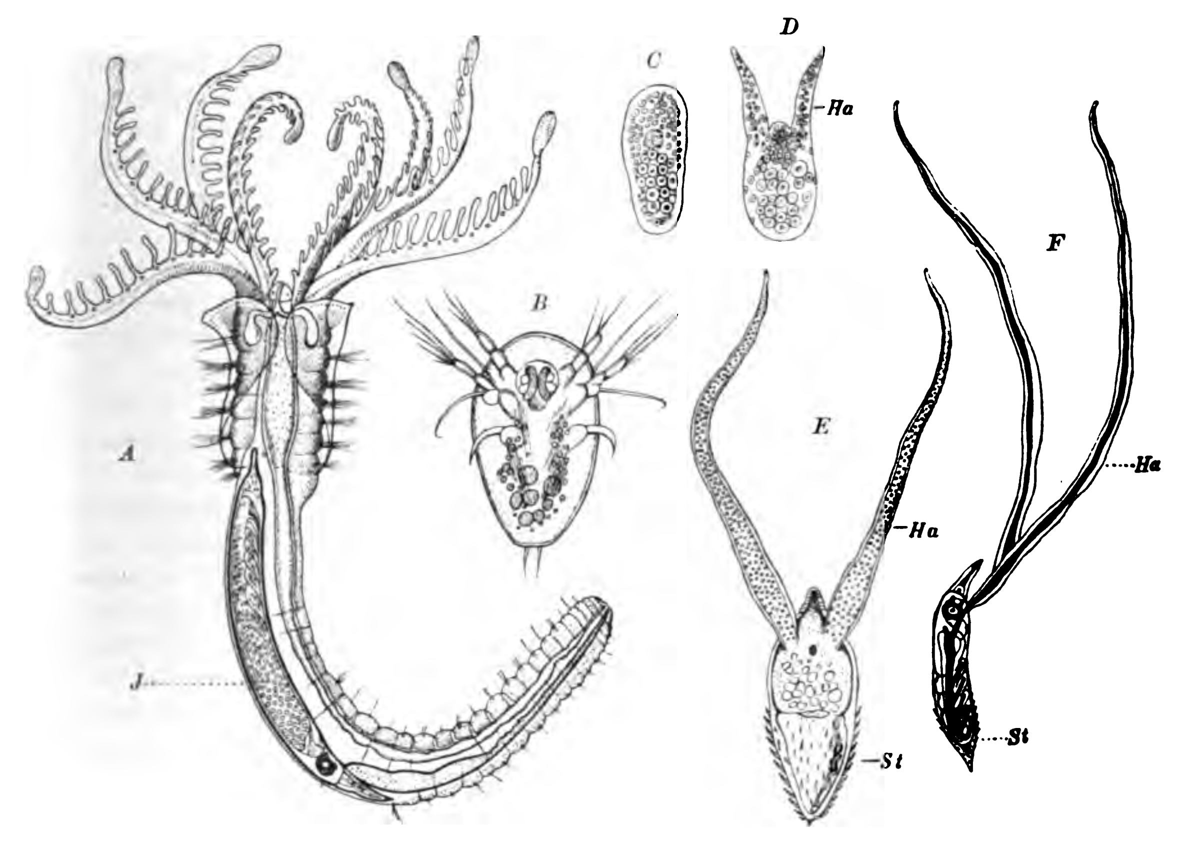


Abb. 260. Entwicklung des parasitischen Kopepoden Haemocera danae (Clpd) aus der Familie der Monstrillidae.
A polychaetes Annelid Salmacyna dysteri Huxley mit einem fast erwachsenen ♀ Monstrilliden (*J*) im ventralen Blutgefäß; *B*—*F* Entwicklungsstadien des Parasiten; *B* dessen freier Nauplius; *C* aus einem solchen, nach dem Eindringen in die Salmacyna hervorgegangener Haufen embryonaler Zellen; *D* beginnende Entwicklung des blutsaugenden Embryos mit den Blutsaugfortsätzen (*Ha*); *E* Embryo von 150 μ Länge, Entwicklung der Stacheln an der Hinterleibsspitze; *F* Embryo von 1 mm Länge mit Blutsaugfortsätzen. Vergr. 30 mal. Nach Malaquin.

dauung, den Darm, sehr einfach gebaut, ohne Anhangsdrüsen und vielfach sogar einem Rückbildungsprozeß unterworfen. Verschiedene Stufen der Rückbildung zeigen uns die kurzen, oft sehr wenig verzweigten Därme der Trematoden. Schon bei ihnen spielt offenbar Aufnahme der Nahrung auf osmotischem Wege durch die Haut eine Rolle. Letzterer Weg der Nahrungsaufnahme muß aber bei den Bandwürmern und den Akanthocephalen, denen Mund und Darm vollkommen fehlen, der einzige sein. Auch die Opalinen, darmbewohnende Infusorien, und die besonders bei Insekten und Krustaceen als Darmparasiten häufig vorkommenden Gregarinen sind mundlos. Diese Formen, welche ihre Nahrung durch Osmose in ihren Körper eintreten lassen, besitzen vielfach auffallend vergrößerte Körperoberflächen. Speziell die Bandwürmer mit ihrem langen, abgeplatteten, dünnen Körper haben eine im Verhältnis zu ihrem Körpervolumen enorm große Oberfläche. Schon Leuckart hat darauf aufmerksam gemacht, daß diese Oberflächenvergrößerung bei den durch Osmose sich ernährenden Parasiten eine Voraussetzung für die genügende Ernährung darstellt.

Ein Beispiel hiefür wird auch durch eine Gruppe interessanter Blutparasiten geliefert, welche von Malaquin genauer untersucht worden sind. Es sind dies die Monstrilliden, sehr merkwürdige parasitische Kopepoden. Sie sind im erwachsenen Zustand in beiden Geschlechtern freilebend, haben aber weder Mundgliedmaßen noch Darmkanal (Abb. 261 B). Das kommt

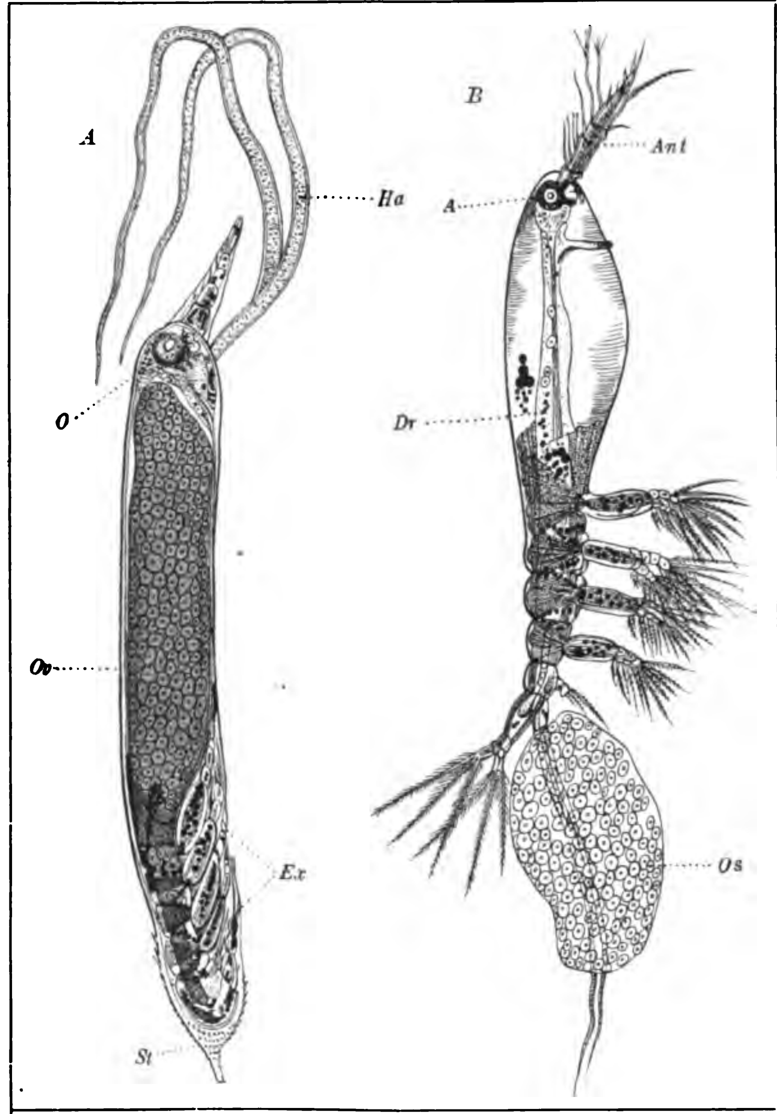


Abb. 261. Weibchen des Monstrilliden Haemocera Danae (Clpd). Nach Malaquin.
A fast erwachsenes Weibchen aus Salmacyna dysteri herauspräpariert; *Ha* die langen Blutsaugfortsätze; *O* Auge; *Ov* Ovar; *Ex* Extremitäten. Tier von einer festen Hülle umschlossen. Vergr. 45 mal. *B* freies, pelagisches Weibchen, nach Ablage des Gesamtinhalts des Ovars in den Eisack *Os*; *Ant* Antenne; *A* Auge; *Dr* axialer Epidermiskranz im Nervensystem. Darm fehlt. Vergr. 45 mal.

daher, daß sie ihre ganze Wachstumsperiode als Parasiten verleben. Die jungen Larven (Abb. 260 B) schwimmen frei im Meer umher, bringen aber dann in polychäte Anneliden ein. So entwickelt sich Haemocera danae (Clpd) in dem Annelid Salmacyna dysteri Huxley (Abb. 260 A), in welches der Nauplius (Abb. 260 B) sich einbohrt, worauf er Kutikula und Extremitäten verliert (Abb. 260 C). Er wird zu einer Masse embryonaler Zellen, die eine neue Kutikula abscheiden, sobald der Parasit aus der Leibeshöhle in das Blutgefäßsystem seines Wirtes vorgedrungen ist. Es wachsen dann am Vorderende lange Fortsätze hervor (Abb. 260 D—F), welche mehrmals den Körper an Länge übertreffen können. Sie entsprechen morphologisch den Antennen der Kopepoden (bei anderen Arten den Mandibeln), sind mit einer sehr dünnen Kutikula überzogen und dienen dazu, Nährstoffe aus dem Blut durch Osmose aufzunehmen. Das Tier bleibt mundlos, entwickelt Geschlechtsorgane und am spitzen Hinterende nach vorn gerichtete Hakenreihen (Abb. 260 E, F, Abb. 261 A), welche offenbar beim Herausarbeiten aus dem Wirt Dienste leisten. Im freien Wasser stößt das Weibchen die Eier aus seinem Körper hervor, welche dann in Gestalt eines einheitlichen Pakets an einem Paar langer fadenförmiger Körperfortsätze hängen (Abb. 261 B).

Einen interessanten Spezialfall der Ernährungsbiologie bieten uns die Rhizocephalen

bar. Es sind dies mit den Entenmuscheln und Seepocken nahe verwandte Krebse aus der Gruppe der Cirripedien. Während ihre mit kräftigen Schwimmbeinen, Augen, Mund und Darm versehenen Larven (Abb. 256 S. 301) durchaus denjenigen der auf Felsen und Pfählen sitzenden Verwandten gleichen, sind die erwachsenen Rhizocephalen als Krebstiere überhaupt nicht erkennbar. Sie stellen einen unförmlichen, am Körper eines höheren Krebses sitzenden Sack dar, der in seinem Innern eigentlich nur mehr die enorm vergrößerten Geschlechtsorgane einschließt (Abb. 257 S. 301). Von ihm aus senkt sich in das Innere des Wirtskörpers ein wie eine Pflanzenwurzel fein verzweigtes System von Saugfasern hinein, welches den ganzen Körper des Opfers nach allen Richtungen bis in Kopf, Augen und Beine hinein durchzieht und alle Eingeweide umspinnt. Mit dessen Hilfe werden die zur Ernährung nötigen Substanzen beständig aus dem Körper des Wirtes herausgesaugt und zum Aufbau der in dem sackförmigen Körper enthaltenen enormen Masse von Geschlechtsprodukten verwandt. Mit derartigen wurzelähnlichen Fortsätzen saugen auch einige andere Parasiten aus der Klasse der Krebse ihre Wirte aus, so unter den Isopoden manche Liriopsiden, unter den parasitischen Kopepoden die eigenartigen auf Krustaceen und polychäten Anneliden schmarotzenden Herpyllobiidae. Bei Rhizorhina, einer Gattung der letztgenannten Familie, ist das erwachsene Weibchen ganz gliedmaßenlos und haftet mit einer im Innern des Wirtes sich wurzelartig verzweigenden Röhre am Wirt.

Es ist einleuchtend, daß die mit so hoch konzentrierter Nahrung genährten Parasiten wenig unbrauchbare Produkte ihres Stoffwechsels aufweisen. So finden wir denn auch bei den Formen, welche einen vollkommen ausgebildeten Darm besitzen, in denselben keine größeren Fäkalmassen. Dagegen gibt es bei der Mehrzahl der Formen deutlich entwickelte Exkretionsorgane, welche die flüssigen Endprodukte des Stoffwechsels aus den Organen aufnehmen und aus dem Körper hinausleiten.

Schutz- und Stützsubstanzen sind je nach dem Vorkommen der Parasiten bei ihnen verschieden ausgebildet, meist jedoch schwach entwickelt. Bei den Ektoparasiten sind sie oft ganz normal. Je mehr aber Parasiten ins Innere der Körper verlagert sind, um so zarter ist der Aufbau ihres ganzen Körpers, indem sowohl feste äußere Hüllen als auch im Innern des Körpers verlaufendes starkes Stützgewebe fehlen. Natürlich, wo Parasiten an Körpern festgeklammert oder festgesaugt sitzen, während Strömungen ihren Körper treffen, sind nicht nur jene Anklammerungsapparate bei ihnen ausgebildet, die wir oben besprochen haben, sondern es finden sich auch besondere Stützgewebe zum Ansatz der Muskulatur usw. Schutzeinrichtungen, welche für die Parasiten ganz besonders charakteristisch sind, werden wir in einem besonderen Abschnitt (S. 321) später zu besprechen haben.

Am auffallendsten sind die Anpassungen der Parasiten in all jenen Vorkehrungen, welche zur Sicherung der Fortpflanzung getroffen sind. Die Erhaltung der Art ist ja bei den Parasiten eine ganz besondere schwierige Aufgabe. Die aus den Eiern sich entwickelnden jungen Tiere müssen, um heranzuwachsen und selbst fortpflanzungsfähig zu werden, wieder in den richtigen Wirt gelangen, in dem sie die geeigneten Entwicklungsbedingungen vorfinden. Ja, schon das Zustandekommen der Befruchtung stößt auf vielfache Schwierigkeiten. Sie würde vollkommen ausgeschlossen sein, wenn z. B. in einem Wirte sich lauter Männchen und in dem anderen lauter Weibchen des Parasiten vorfänden. So ist es denn nicht erstaunlich, wenn wir bei den Parasiten zahlreiche Anpassungen besonderer Art vorfinden, welche das Zustandekommen der Befruchtung sichern. In erster Linie wäre die weite Verbreitung der Zwittrigkeit (des Hermaphroditismus) zu erwähnen. Fast alle Saug- und Bandwürmer besitzen in ihrem Körper gleichzeitig einen vollständigen männlichen und weiblichen Geschlechtsapparat. Wenn auch bei manchen Formen gegenseitige Befruchtung die Regel sein

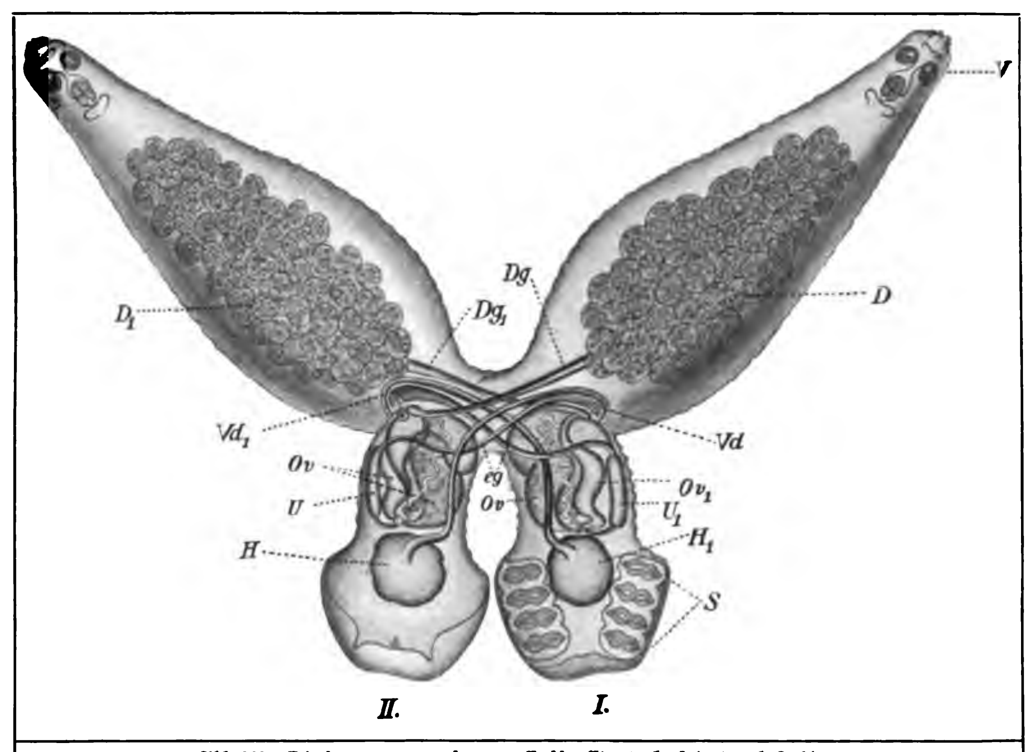


Abb. 262. Diplozoon paradoxum Zell. Etwas abgeändert nach Zeller.
I. rechtes Tier von der Bauchseite; II. linkes Tier von der Rückenseite. Alle Teile von I sind durch Zusatz von 1 von denjenigen von II unterschieden. V Vorderende mit Saugnapf; D Dotterstock; Dg Dottergang; H Hoden; Vd Samenleiter; Ov Ovar; U Uterus; eg Vagina; S hintere Saugnäpfe. Vergr. ca. 25 mal.

mag, so ist doch in vielen Fällen die Selbstbefruchtung ermöglicht. Männliche und weibliche Begattungsorgane liegen zu diesem Zwecke meist ganz nahe beieinander. Auch unter den Rundwürmern gibt es zwittrige Arten, und unter den parasitischen Krebsen wären die Sacculinen, ferner die Cymothoiden und Epikariden (Entonisciden u. a.) als Zwitter hervorzuheben.

Bei Formen, bei denen gegenseitige Befruchtung stattfindet, kommen vielfach immer zwei Individuen gleichzeitig am gleichen Orte vor. Ein sehr merkwürdiges Beispiel hierfür ist Diplozoon paradoxum, ein Saugwurm, welcher auf Haut und Kiemen unserer Weißfische nicht selten gefunden wird. Im erwachsenen Zustand finden wir diese Würmer stets zu zweien zur Form eines „X" miteinander verwachsen. Sie pflanzen sich durch Eier fort, die an Ort und Stelle zur Entwicklung gelangen. Aus jedem Ei schlüpft ein junges Tier, welches an seiner Bauchseite einen Saugnapf und an der Rückenseite einen hervorstehenden kleinen Zapfen besitzt. Ehe man wußte, daß diese Tiere die jungen Diplozoen sind, hatte man sie mit dem Namen „Diporpa" benannt. Seit den Untersuchungen von Zeller wissen

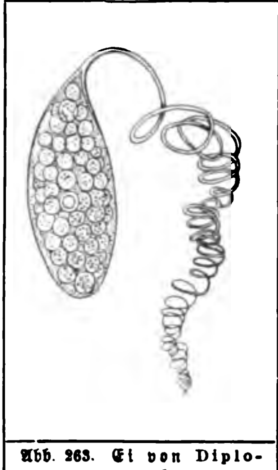


Abb. 263. Ei von Diplozoon paradoxum. Stark vergr. Nach Zeller.



Abb. 264. Junge Diplozoon paradoxum im Diporpa-Stadium, noch nicht kreuzweise vereinigt. Rückenzapfen und Bauchsaugnäpfe deutlich sichtbar. Vergr. ca. 25 mal. Nach Zeller.

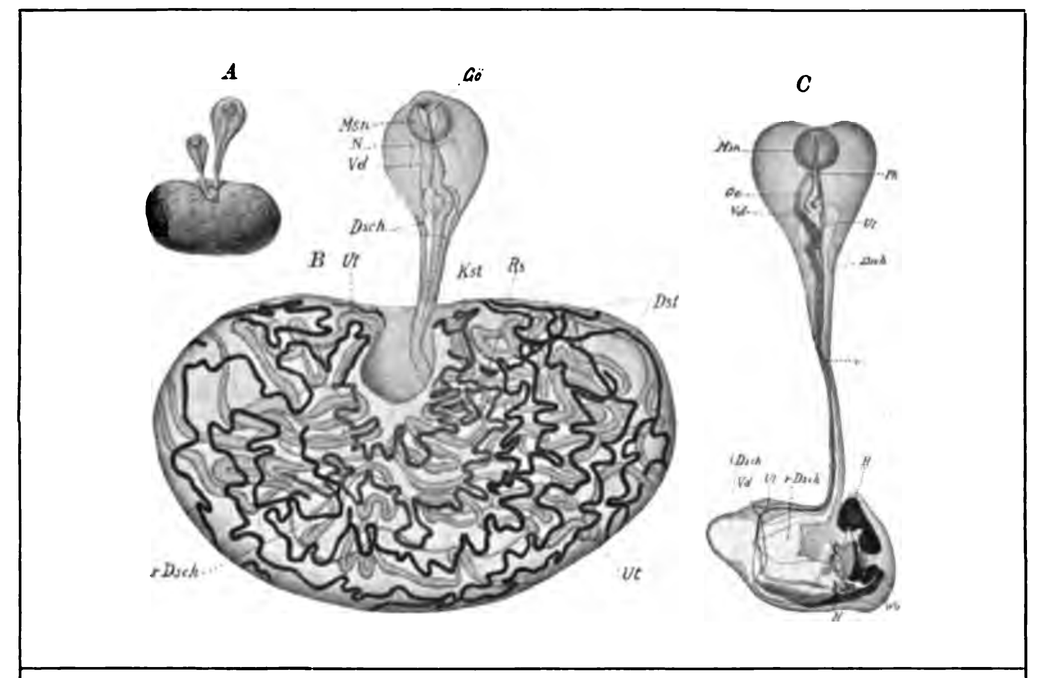


Abb. 265. Wedlia bipartita (Wedl). Nach Odhner.
A Männchen und Weibchen aus einer Cyste, Vorderleiber herausgeklappt, vergr. 5 mal; *B* Weibchen isoliert, vergr. 15 mal, Vorderleib klein, Hinterleib breit, mit Tasche zur Aufnahme des *C* Männchens, mit viel kleinerem Hinterleib, vergr. 20 mal.
Gö Geschlechtsöffnung; *N* Nervensystem; *Msn* Mundsaugnapf; *Oe* Oesophagus; *Ph* Pharynx; *Vd* Vas deferens; *Dsch* Darmschenkel, *r Dsch* rechter, *l Dsch* linker; *Kst* Keimstock (Ovar); *Rs* Receptaculum seminis; *Ut* Uterus; *Dst* Dotterstock; *H* Hoden; *Wg* rudimentärer weiblicher Genitalapparat.

wir aber, daß diese jungen Tiere sich zu je zweien gegenseitig aufsuchen und, indem jedes mit seinem ventralen Saugnapf den Rückenzapfen des anderen Individuums erfaßt, verwachsen sie unter seltsamer Verdrehung des Körpers zu der „X“-Form, welche für das Diplozoon charakteristisch ist. Beide Individuen sind zwittrig. Die männlichen Geschlechtsorgane jedes der beiden Partner treten in dauernde feste Verbindung mit den weiblichen jeweils des andern; so sind diese in einer dauernden gegenseitigen Begattung. Bei manchen anderen Trematoden finden wir immer zwei oder mehr zwittrige Tiere in einer Cyste gemeinsam eingeschlossen. Es ist dies z. B. der Fall bei der Gattung Didymozoon, welche auf den Kiemen mariner Fische, vor allen Dingen aus der Verwandtschaft der Tunfische und Makrelen vorkommt. Die Vereinigung von zwei zwittrigen Tieren verhindert höchstwahrscheinlich die Selbstbefruchtung und fördert das Zustandekommen der Kreuzung, welche hier wie in der ganzen Natur angestrebt wird, während die Selbstbefruchtung offenbar nur einen Notbehelf darstellt. Bei manchen Trematoden ist im Zusammenhang mit diesem gemeinsamen Vorkommen die Zwittrigkeit durch Rückbildung verloren gegangen, und es sind wieder Männchen und Weibchen zur Ausbildung gelangt. Ein sehr interessantes Beispiel bietet uns hierfür die Gattung Wedlia (Abb. 265), bei welcher nach den Untersuchungen von Odhner große Weibchen entstanden sind, während die Männchen sehr klein sind und dauernd in einer sackförmigen Nische des Körpers des Weibchens festsitzen. Bei beiden Geschlechtern funktioniert nur der für das Männchen bzw. Weibchen charakteristische Geschlechtsapparat. Bei beiden ist aber der andere noch erhalten, wenn auch in rudimentärer Ausbildung und ohne zur Funktion zu gelangen.

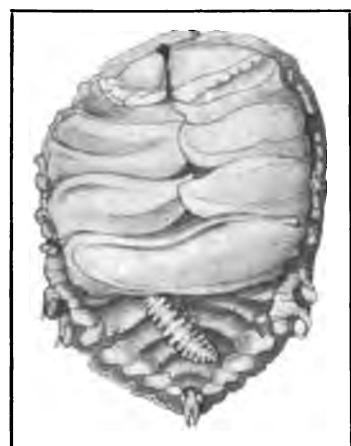


Abb. 266. Gyge branchialis Corn. Weibchen von der Bauchseite mit ansitzendem Zwergmännchen.

Wieder andere Arten sind noch vollkommener zur Trennung der beiden Geschlechter übergegangen. Das ist z. B. der Fall bei den in der Regel als Bilharzien bezeichneten Parasiten der Blutgefäße von Wirbeltieren (vgl. auch S. 296). Sie kommen in Vögeln und Säugetieren vor, bei denen sie die großen Venen des Unterleibes bewohnen. Manche von ihnen, wie die Gigantobilharzien der Möven, erreichen eine enorme Länge. Eine mäßige Größe besitzen die Formen, welche bei den Menschen schmarotzen. So das Schistosomum haematobium Bilh., welches in Ägypten, im Sudan usw. häufig vorkommt. Es bewohnt vor allem die Pfortader, und zwar finden wir stets Männchen und Weibchen in eigenartiger Weise miteinander vereinigt (Abb. 250 D u. S. 296). Das Männchen ist größer als das Weibchen und längs der Ventralseite mit zwei flügelförmigen Fortsätzen versehen, die mehr oder minder zusammenschlagend eine Röhre, einen Kanal bilden, in welchem das viel kleinere Weibchen sich dauernd befindet. Solche dauernde Vereinigung ermöglicht dem Tier eine gesicherte Fortpflanzung trotz der Getrenntgeschlechtlichkeit. Daß diese in geregelter Weise stattfindet, davon geben die Krankheitserscheinungen der befallenen Menschen Zeugnis. Bei der Eiablage steigen nämlich die Tiere in die Blutgefäße des Beckens hinab. Die Masse der abgelegten Eier bringt vielfach eine Verstopfung der letzteren hervor; die Eimassen, welche aus dem geschlossenen Blutgefäßsystem nicht nach außen gelangen können, reizen die Gefäßwände, verursachen Entzündungen und Geschwüre, so daß Durchbrüche in die Harnwege und den Mastdarm zustande kommen. Durch diese ergießt sich Blut und in ihm zahlreiche Eier nach außen.

Auch bei den Gregarinen sind es Individuen verschiedenen Geschlechts, welche sich schon auf frühen Entwicklungsstadien zu einer Kette vereinigen, später zu je zweien in eine Cyste einhüllen und die geschlechtliche Fortpflanzung durchführen.

Ähnlich, wie wir das früher bei den sessilen Tieren kennen gelernt haben, kommen auch bei den Parasiten sehr kleine, eventuell sogar rudimentäre Männchen vor. Man findet sie vielfach an den Weibchen anhängend oder gar in ihnen parasitierend. Letzteres ist z. B. bei einem afrikanischen Parasiten des Menschen der Fall, der Filaria loa. Zwergmännchen kommen ferner bei den parasitischen Kopepoden vor. So ist bei Lernaeopodidae und Chondracanthidae das sehr kleine Männchen dauernd an der Außenseite des Weibchens in der Nähe von dessen Geschlechtsöffnung angeklammert (Abb. 240 D S. 291). Oft sind mehrere Männchen an einem Weibchen befestigt, zwei, drei oder gar mehr, wie bei der eigenartigen, oben (S. 307) schon

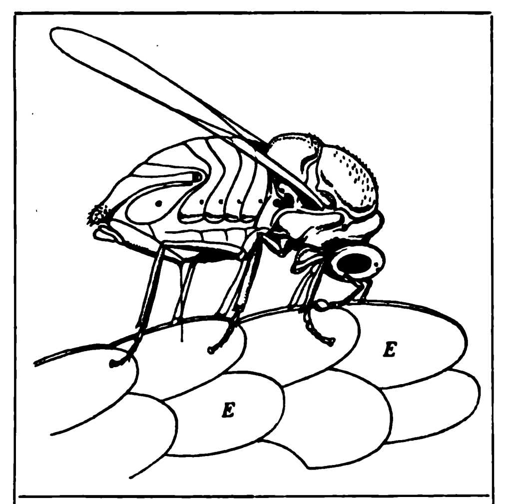


Abb. 267. Encyrtus fuscicollis Dalm. ♀ bei der Eiablage. Der Legebohrer sticht die Eier von Hyponomeuta (E) an. Nach Marchal.

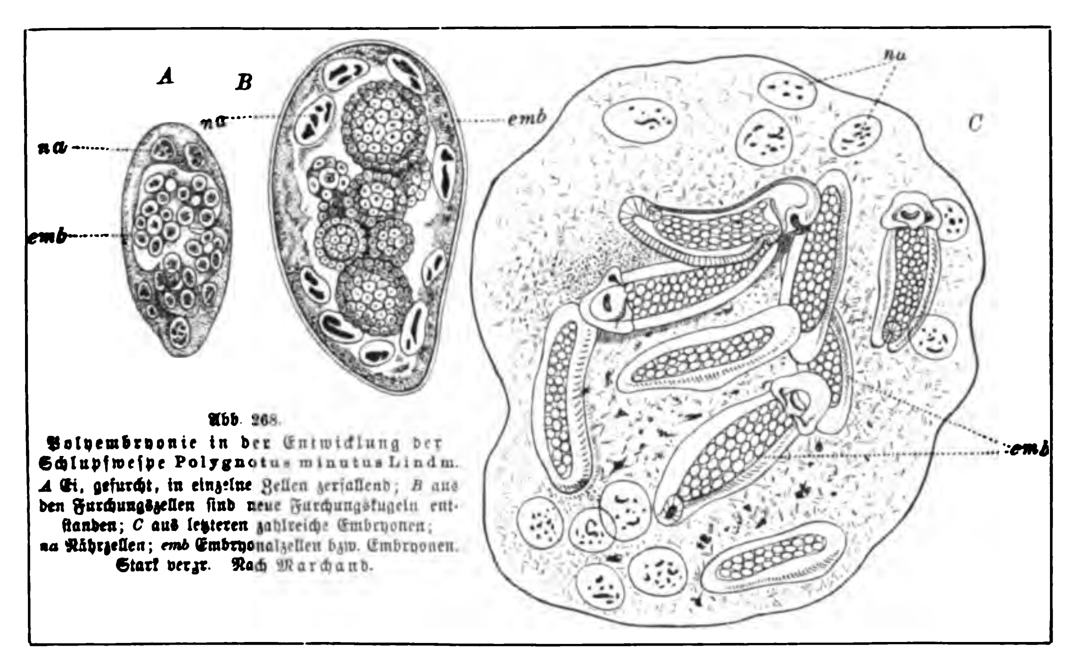


Abb. 268.
Polyembryonie in der Entwicklung der Schlupfwespe Polygnotus minutus Lindm.
A Ei, gefurcht, in einzelne Zellen zerfallend; *B* aus den Furchungszellen sind neue Furchungskugeln entstanden; *C* aus letzteren zahlreiche Embryonen; *na* Nährzellen; *emb* Embryonalzellen bzw. Embryonen. Stark vergr. Nach Marchand.

erwähnten Rhizorhina. Auch bei den parasitischen Isopoden kommen häufig Zwergmännchen vor, wie es z. B. Abb. 266 am Hinterleib des Weibchens der Bopyride Gyge branchialis Corr. zeigt. Die Zwergmännchen sind nicht nur um ein Vielfaches kleiner als die Weibchen, sondern auch in der ganzen Organisation sehr rückgebildet, haben keine Därme, im entwickelten Zustand rückgebildete Sinnes- und Bewegungsorgane und haben nur den Zweck, die Begattung zu vollziehen.

Es ist in diesem Zusammenhang eine dritte Methode zur Sicherung der Befruchtung, das Vorkommen von freien Männchen, zu erwähnen, welche die Weibchen in einer dem parasitischen Dasein vorangehenden freien Periode des Lebens befruchten. Erst das befruchtete Weibchen heftet sich bei manchen parasitischen Kopepoden (z. B. Lernaea, Lernaeocera) definitiv an dem Fisch fest, von dessen Säften es lebt und auf welchem es seine Fortpflanzung durchführt.

Ein sehr wirksames Mittel zur Erhaltung der Art ist, wie bei den sessilen Tieren, auch bei den Parasiten die ungeschlechtliche Vermehrung. Auf den verschiedensten Stadien der Entwicklung können Saugwürmer und Bandwürmer sowie zahlreiche andere Parasiten sich vermehren. Wie wir auch den Körperbau der Bandwürmer auffassen mögen, in jedem Falle handelt es sich bei der enormen Verlängerung ihrer Körper, in denen eine große Anzahl von vollkommenen Geschlechtsorganen sich hintereinander ausbilden, um eine Form ungeschlechtlicher Vermehrung. Sehr häufig tritt Knospung und Teilung bei den Bandwürmern auch im Finnenstadium ein. Das für den Wirt gefährliche Wachstum, durch welches die Finnen der Taenia echinococcus zu Blasen von mehreren Dezimetern Durchmesser und vielen Kilogramm Gewicht sich entwickeln können, ist in der Regel von einer durch Knospung erfolgenden enormen Vermehrung von Bandwurmköpfen, Scolices, begleitet. Bei der Betrachtung des Generationswechsels der Parasiten werden wir noch mehr Fälle von ungeschlechtlicher Vermehrung kennen lernen.

Die parasitischen Schlupfwespen zeigen uns, wie aus folgendem hervorgeht, in sehr interessanter Weise, wie die Ansprüche des Parasitismus die Ausbildung ungeschlechtlicher

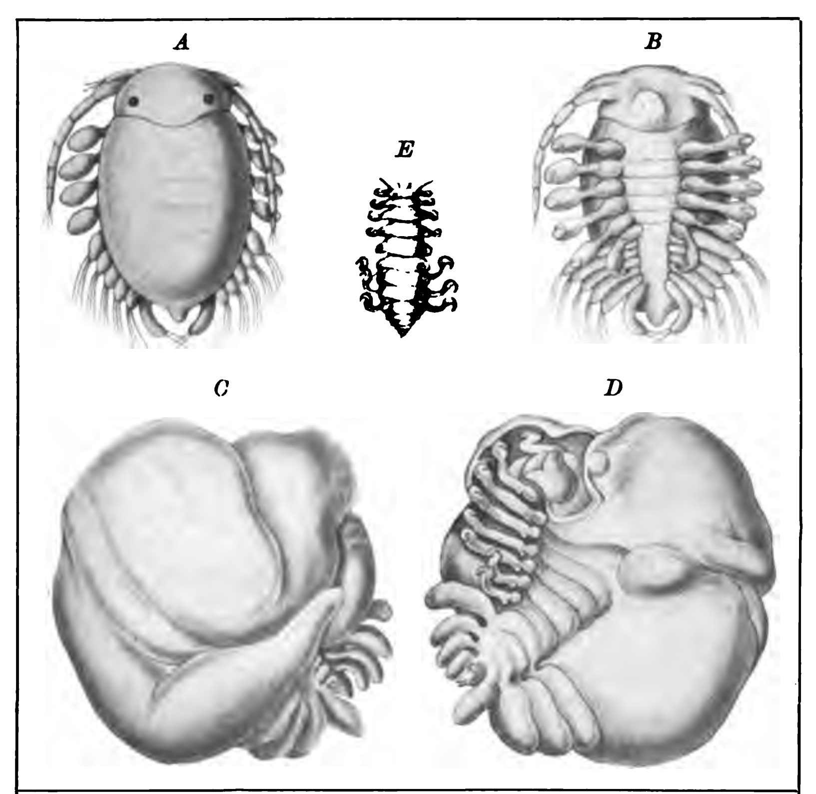


Abb. 269. Phryxus abdominalis Kroyer, parasitisches Isopod.
A u. *B* Larve aus der Bruthöhle des Weibchens, von oben und unten, stark vergr. (ca. 400 mal); *C* erwachsenes Weibchen, von unten, vergr. 6 mal; *D* dasselbe von der Rückseite; *E* Zwergmännchen, vergr. 12 mal. Bemerkenswert sind die bedeutende Größendifferenz der Männchen und Weibchen, die unförmliche, asymmetrische Gestalt der letzteren. die Rückbildung von Extremitäten in beiden Geschlechtern gegenüber dem Zustand der Larven und beim Weibchen auch der Verlust der Augen. Nach Rathke.

Vermehrung zur Folge haben können. Meist produziert bei ihnen ein Weibchen eine größere Anzahl von Eiern, welche es mit seinem Legeapparat bald außen an das Opfer anheftet, bald in seinen Körper versenkt. Während nun die größeren Arten, z. B. der Gattung Ichneumon, jeweils nur ein Ei in eine Raupe legen, manchmal auch einige wenige, so daß aus den Puppen, in welche die Raupen sich umgewandelt haben, nur je eine Wespe ausschlüpft, legen andere größere Zahlen von Eiern in ein Tier ab. Aus einer solchen Raupe geht dann ein ganzer Flug von Schlupfwespen hervor. Das kann aber unter Umständen auch der Fall sein, wenn das Muttertier nur ein einziges Ei in die Raupe gelegt hat. Bei den Gattungen Encyrtus und Polygnotus findet nach Marchal eine eigenartige ungeschlechtliche Vermehrung statt. Die von ihm studierten Arten infizieren schon die Eier der von ihnen befallenen Schmetterlinge, Cecidomyiden usw. (Abb. 267). Die Eier sterben nun nicht ab, wie bei der Infektion durch manche andere Schlupfwespenarten, sondern die Embryonen und die aus ihnen entstehenden Larven entwickeln sich normal weiter, während auch der Parasit sich zu entwickeln beginnt. Wenn dessen Ei sich gefurcht hat, trennen sich die einzelnen Furchungszellen voneinander (Abb. 268); jede Zelle gibt einem neuen Embryo den Ursprung; es sind ihrer oft 200 und mehr, welche zu einer Kette vereinigt, sich gleichzeitig entwickeln, gemeinsam sich verpuppen und ausschlüpfen. Sie sind von einer Hülle umschlossen, welche von embryonalen, sogenannten Amnionzellen gebildet wird. Die aus einem Ei entstandenen zahlreichen Individuen sind alle eines Geschlechtes, also aus einer Raupe schlüpfen lauter Männchen oder lauter Weibchen aus. Ein einzelnes Ei hat also hier durch ungeschlechtliche Vermehrung eine große Anzahl von Individuen geliefert und dadurch die Erhaltung der Parasitenart in einer ganz besonders ausgiebigen Weise gesichert.

Aber auch die geschlechtliche Fortpflanzung ist bei den Parasiten in einem Maße gesteigert, welches alles übertrifft, was andere Tiergemeinschaften in dieser Beziehung zu

leisten vermögen. Leukart und Eschricht haben Berechnungen angestellt, aus denen sich z. B. ergibt, daß der menschliche Bandwurm, Taenia solium, im Jahr 42 Millionen Eier, der Spulwurm in der gleichen Zeit 64 Millionen Eier produziert. Um einen richtigen Begriff von dieser Fruchtbarkeit zu geben, hat Leukart eine Vergleichsrechnung durchgeführt: wenn er das Gewicht der produzierten Geschlechtsstoffe auf das Körpergewicht des erwachsenen Weibchens bezog, dann entspräche es der Fruchtbarkeit des Spulwurmes, wenn ein menschliches Weib täglich 70 Kinder zur Welt bringen würde.

Schon das äußere Aussehen der Parasiten ist vielfach ein Ausdruck ihrer Fruchtbarkeit. In Insekten kommen einige zu den Nematoden gehörige Parasiten vor, deren Körperbau lange Zeit rätselhaft war. Unter ihnen sind besonders bekannt geworden Sphaerularia bombi, ein fast kugelförmig gestalteter Parasit der Hummel und Atractonema gibbosum, aus den Larven von Cecidomyia. Die Hauptmasse des Körpers des in der Fortpflanzung begriffenen Weibchens besteht aus der Vagina, an welcher der Körper nur als minimaler Anhang erkennbar ist. Sie ist aus dem Körper ausgestülpt und zu einem Sack geworden, in welchem sich die Embryonen ansammeln. Dabei hat sie eine Größe erreicht, welche diejenige des Körpers um das 15—20000fache, diejenige, welche sie selbst ursprünglich besaß, um das 60000fache übertrifft. Ein weiteres sehr drastisches Beispiel bieten die Rhizocephalen, vor allem die schon öfter erwähnte Sacculina, deren ganzer Körper ja nur einen von Eiern erfüllten Sack darstellt. Die Bopyriden, parasitische Asseln, zeigen uns in der Größendifferenz zwischen Männchen und Weibchen, in der Formlosigkeit und Asymetrie im Bau der letzteren, deren Brutlamellen eine enorme Zahl von Nachkommen umschließen, in auffallendster Weise Anpassungen an das parasitische Leben (vgl. Phryxus abdominalis Kroyer, Ektoparasit an der Bauchseite verschiedener Garneelenarten Abb. 269). Sehr klar tritt uns die Überproduktion an Eiern entgegen, wenn wir parasitische und nichtparasitische Formen aus der gleichen Gruppe miteinander vergleichen. Also z. B. parasitische und freilebende Kopepoden. Die kleinen aus 10 bis 15 Eiern bestehenden Eierpaketchen der freilebenden Kopepoden können diese beim Umherschwimmen leicht mit sich tragen. Die langen, bandförmigen Bildungen, welche die Eier der parasitischen Kopepoden einschließen, enthalten deren oft viele Tausende und übertreffen an Länge und Gewicht den Körper des Weibchens um das Vielfache (vgl. Abb. 270).

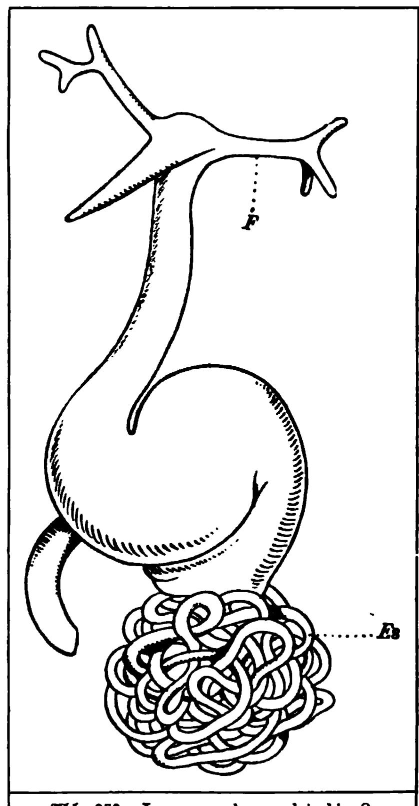


Abb. 270. Lernaea branchialis ♀. *F* Kopffortsätze, die das Tier im Fisch verankern; *Es* aufgeknäulte Eisäcke. Stark vergr. Nach Freiburger Vorlesungstafel.

Auch bei den parasitischen Protozoen läßt sich vielfach eine gesteigerte Fruchtbarkeit nachweisen. Mindestens ist auf gewisse Momente im Leben eine enorme Vermehrungsfähigkeit konzentriert. So sehen wir in den Zysten eines parasitischen Fischinfusors (Ichthyophthirius multifiliis) mehrere hundert Sprößlinge in rasch aufeinanderfolgenden Teilungsakten entstehen. Ebenso ist bei Gregarinen, Hämosporidien und anderen Sporozoen die Zahl der Sprößlinge oft sehr groß.

Bei anderen sehen wir an Stelle dessen die Teilungen sehr rasch aufeinanderfolgen. Es mag vielfach diese Erscheinung, wie überhaupt die gesteigerte Vermehrungsfähigkeit, bei den Parasiten mit der leicht verwertbaren, sehr konzentrierten Nahrung zusammenhängen. Da sie so mühelos, in überreichlicher Fülle zur Verfügung steht, kann der Parasit viel Stoff und Energie auf den Aufbau von Fortpflanzungsprodukten verwenden. Dabei ist es recht bemerkenswert, daß die einzelnen Stadien im Leben eines Parasiten sich gegenseitig in der Produktion reichlicher Nachkommenschaft ersetzen können. Während z. B. die meisten Bandwürmer und gerade die riesigen proglottidenreichen Formen unter ihnen als Finne sich nicht vermehren, sondern nur geschlechtliche Fortpflanzung zeigen, entstehen in den riesigen Finnenblasen der kleinen, nur 1/2 cm langen, 3—4 Proglottiden (= Glieder) umfassenden Taenia echinococcus Zehntausende von Bandwurmköpfen durch ungeschlechtliche Vermehrung. Doch dürfen wir kaum daran zweifeln, daß der Zusammenhang zwischen Ernährung und Masse der Geschlechtsprodukte meist kein so einfacher ist. Bei den enger an den Parasitismus angepaßten Formen haben wir vielmehr in der gesteigerten Eiproduktion eine der speziellen Anpassungen an den Parasitismus zu erblicken.

Auch an den Eiern selbst können wir mancherlei Anpassungen feststellen, welche zur weiteren Sicherung zur Erhaltung der Art dienen. Nicht wenige Formen kleben ihre Eier an einer Unterlage fest, so viele Kiemenparasiten der Fische, z. B. die Saugwürmer Gyrodactylus und Diplozoon (Abb. 263 S. 308). Auch sonst finden wir Haftapparate der verschiedensten Art an den Eiern ausgebildet, welche dazu dienen, die Eier an die Wirte oder eine Unterlage anderer Art anzuheften. Die Schlupfwespenarten, welche ihre Eier außen an ihre Opfer ablegen, hängen dieselben mit Hilfe kleiner Häkchen an, die sich an der Eischale befinden. Bei Parasiten von Wassertieren ermöglichen Anhänge das Flottieren im Wasser und damit die Verbreitung der Art.

Die Eier der Parasiten werden je nach dem Vorkommen der einzelnen Arten in einer charakteristischen Weise entleert und verbreitet. Bei den Darmschmarotzern und den Bewohnern der Leber und anderer Anhangsgebilde des Darmes verlassen sie mit dem Kote ihren Wirt. Die Eier der Lungenbewohner, z. B. von Strongylus filaria aus den Bronchien der Schafe, oder des Saugwurmes Paragonimus Westermanni Kerb., welcher in China und überhaupt in Ostasien in den Lungen des Menschen häufig vorkommt, werden mit dem Tracheal- bzw. Bronchialschleim ausgehustet. Die Eier der Nasenparasiten, z. B. des Pentastomum taenioides, fließen mit den Absonderungsprodukten der Schneiderschen Membran aus den Nasenlöchern. Daß die Eier von Schistosomum haematobium mit dem Urin entleert werden, haben wir früher schon erwähnt, das gleiche gilt für Strongylus gigas, einen Nierenparasiten des Pferdes. Erzeugt ein Parasit, wie Filaria medinensis, Geschwüre in der Haut, so verlassen die Eier mit dem Abszeßeiter den Wirt.

Alle die genannten Formen sind Entoparasiten. Während nämlich manche Ektoparasiten ihre Eier an dem Platze, an welchem sie selbst schmarotzen, ablegen, worauf diese sich an Ort und Stelle regulär weiterentwickeln, ist dies für sehr wenige echte Entoparasiten bekannt. Formen, welche sich in den infizierten Organen direkt fortpflanzen können, sind die Lungenpalissadenwürmer, die Strongylusarten (vgl. Abb. 273 S. 322). Strongyliden kommen vielfach in den Luftwegen und Lungen von Vögeln und Säugetieren vor. Einige Arten sind besonders gefürchtet, da sie schwere Seuchen mit vielen Todesfällen verursachen. Es sind dies die Erreger der sog. verminösen Pneumonie oder Bronchitis bei Schafen, Ziegen, Kälbern, Schweinen, Wildschweinen, Hirschen, Rehen, Hasen, Gemsen. Sie gehören zu verschiedenen Arten, wie Strongylus commutatus, Str. micrurus, Str. va-

sorum canis, Str. pusillus usw. Die meisten können verschiedene Wirte infizieren. Das befördert die Infektion und die Ausbreitung der Seuchen. Die Strongylusarten sind enorm fruchtbar, und da Eier und Embryonen schon an Ort und Stelle in der Lunge abgelegt werden, so sind erhebliche Veränderungen des Gewebes die Folge, welche schwere Krankheit und oft den Tod des Tieres nach sich ziehen. Die Krankheiten verbreiten sich weithin bei herdenbildenden Tieren und schädigen den Vieh- und den Edelwildbestand oft in schwerer Weise. Es ist allerdings nicht klar, in welcher Weise die in den Lungen geborenen Larven sich weiterentwickeln und ob sie überhaupt an Ort und Stelle geschlechtsreif werden können. Auch der Infektionsmodus ist noch unbekannt.

Bei Entoparasiten ist sonst stets Ortswechsel eine Vorbedingung zur Entwicklung. So kann es uns nicht verwundern, wenn die Eier der Entoparasiten oft sehr dicke, feste Schalen haben. Durch dieselben können die in ihnen eingeschlossenen Keime leicht eine Periode der Austrocknung überstehen. Die Eischalen sind vielfach so wenig durchlässig, daß, z. B. wie Boveri zuerst beobachtet hat, die Embryonen der Spulwürmer sich ungestört weiter entwickeln, wenn die Eier in Alkohol, Sublimatlösung oder eine andere stark wirkende Konservierungsflüssigkeit geworfen werden. In solchen Eiern findet auch normalerweise die Entwicklung des Embryos bis zu einem gewissen Stadium statt. Die Weiterentwicklung wird durch die Austrocknung aufgehalten, wird aber nach Ablauf einer gewissen Zeit wieder aufgenommen, sobald das Ei in ein feuchtes Medium gelangt. Dicke harte Schalen finden sich naturgemäß nur bei solchen Arten, welche nach einer längeren Austrocknung im Magen bzw. Darm ihres Wirtes zur Weiterentwicklung schreiten. Arten, welche im Freien ausschlüpfen, wie z. B. der im Schlamm aus dem Ei kriechende Grubenwurm (Ankylostoma duodenale Dub.), haben relativ zarte Eischalen, welche der Embryo, nachdem sie im Wasser aufgequollen sind, leicht durchbrechen kann. Haben derartige Formen derbere Schalen, wie z. B. die Bothriocephaliden unter den Bandwürmern, dann sind dieselben mit einem Deckel versehen, welcher im Wasser aufspringt. Die derben und kräftigen Schalen vieler Parasiten widerstehen aber allen lösenden Einflüssen, die natürlicherweise auf sie einwirken können, mit einziger Ausnahme des Magensaftes ihrer normalen Wirte. Derselbe löst sie auf, so daß die Larven ausschlüpfen können.

Während bei manchen Parasiten die Eier, wenn sie abgelegt werden, noch ungefurcht sind, enthalten bei anderen die Eischalen im Moment der Ablage fertig entwickelte junge Tiere. Diese Verschiedenheiten treten uns besonders bei den parasitischen Würmern aus der Gruppe der Nematoden entgegen. Die Spulwurmarten, z. B. Ascaris lumbricoides L. aus Mensch und Schwein, A. megalocephala Cloqu. aus dem Pferd, A. canis Werner aus dem Hund, entleeren ihre dickschaligen, mit einer Eiweißschicht umhüllten Eier in ungefurchtem Zustand ins Freie. Sie sind erst infektionsfähig, wenn sie im Freien eine bestimmte Entwicklungszeit durchgemacht haben, während welcher der junge Wurm in der Schale sich vollkommen ausbildet. Das dauert beim menschlichen Spulwurm 30—40 Tage, wobei Luftzutritt, Sonnenschein und Feuchtigkeit die Entwicklung begünstigen. Wenn das so weit entwickelte Ei mit Salat oder anderen rohen Pflanzen, mit Wasser oder Staub in den menschlichen Magen aufgenommen wird, gibt es dem geschlechtsreifen Spulwurm den Ursprung.

Eine solche Entwicklungszwischenzeit vor der Infektion ist bei Formen nicht nötig, welche wie gewisse Pfriemenschwänze sich fortpflanzen, Angehörige einer nahe verwandten Nematodengattung, deren Weibchen durch einen langen Schwanzanhang ausgezeichnet sind. Bei Oxyuris vermicularis L., der im Dünndarm, Blinddarm und Wurmfortsatz des Menschen, besonders bei Kindern, häufig gefunden wird, sind die Eier dünnschalig und

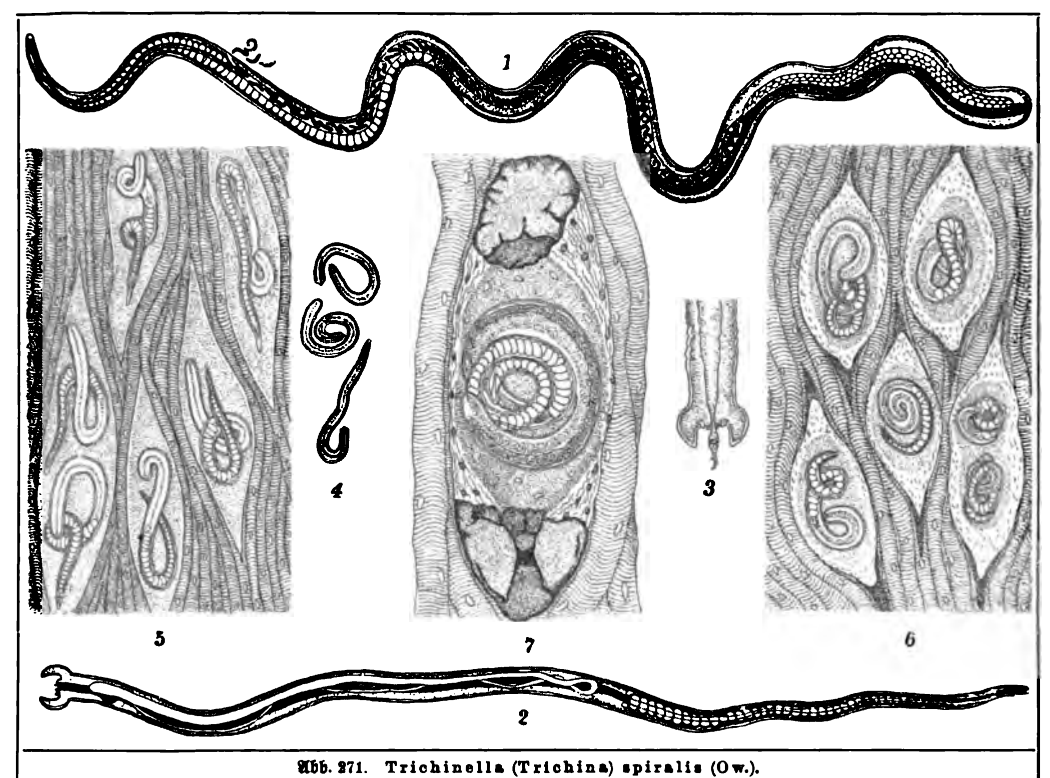


Abb. 271. Trichinella (Trichina) spiralis (Ow.).
1, 2, 3 Darmtrichinen aus dem Darm des Schweines; *4* Larven aus dem Blut des Schweines; *5, 6, 7* Muskeltrichinen. *1* Weibchen, lebende Larven gebärend; *2* Männchen; *3* dessen Hinterende mit Kopulationsorganen; *5* frisch eingedrungene Muskeltrichinen, noch nicht eingekapselt; *6* eingekapselte Muskeltrichinen; *7* beginnende Verkalkung der Kapsel. Alle stark vergr. Nach Csokor aus Fiebiger.

enthalten einen weitentwickelten Embryo, wenn sie abgelegt werden. Da die befruchteten Weibchen in den Mastdarm, ja aus diesem heraus in die Umgebung des Afters wandern, so veranlassen sie einen heftigen Juckreiz; das hat zur Folge, daß die Eier mit den Fingern in den Mund übertragen werden, so daß im selben Individuum die Entwicklung sofort weitergehen kann. Das veranlaßt bei unreinlich gehaltenen Kindern oft enorme Infektionen. Bei O. curvula Rud. aus dem Pferd und O. ambigua Rud. aus Hase und Kaninchen ist die Entwicklung ähnlich wie bei Ascaris verlangsamt.

Ebensooft wie durch geschützte Eier wird die Infektion durch besonders angepaßte Larven vermittelt. Die Larven des Grubenwurmes, die wir eben erwähnten, vermögen eine Zeitlang im Wasser zu leben und sich aus diesem durch die Haut in den Menschen einzubohren. Gelegentlich werden sie auch, wie das für manche andere Parasiten gilt, mit dem Trinkwasser aufgenommen. Auch die Mehrzahl der parasitischen Krebse hat freilebende Larven, welche eine Periode ihres Lebens im Wasser frei schwimmend verbringen müssen, ehe sie auf den Wirt übergehen. Daß solche Larven vielfach eine höhere Organisation besitzen, die bei dem ausgewachsenen Parasiten wieder rückgebildet ist, haben wir oben schon erwähnt. Eine sehr häufige Verbreitungsmethode der Parasiten ist schließlich das Gefressenwerden des Wirtes durch einen andern. Wir werden sehen, daß diese Erscheinung zu den kompliziertesten Anpassungen im Leben des Parasiten führen kann. Relativ einfach gestalten sich die Beziehungen bei einem Tier, wie z. B. der Trichine (Trichinella spiralis Ow.). Es ist das ein Parasit, welcher zum Glück in Deutschland im Verschwinden begriffen ist.

Früher spielte er eine sehr große Rolle und hatte viele schwere Erkrankungen und Todesfälle zur Folge. Die Trichine findet sich in eingekapseltem Zustand in den Muskeln von Ratte, Schwein, Mensch und einigen anderen Tieren. Die eingekapselten Muskeltrichinen sind Trichinenlarven, und zwar Männchen und Weibchen. Wird rohes Muskelfleisch verschluckt, also z. B. indem eine Ratte eine andere, ein Schwein eine Ratte, oder ein Mensch rohes Schweinefleisch in sich aufnimmt, so werden die Larven im Magen bei der Auflösung der Muskeln durch den Magensaft befreit. Sie geraten in den Dünndarm, wühlen sich dort in die Schleimhaut ein und werden geschlechtsreif. Die Männchen begatten die Weibchen; letztere bohren sich in die Darmwand ein und bringen lebende Junge zur Welt. Wir haben oben S. 298 deren Wanderung und Abkapselung in den Muskeln beschrieben. In ihrer Kapsel müssen sie nun als Larven ruhen, bis das Tier, in welchem sie sich befinden, von einem anderen verzehrt wird; oder sie sterben und verfaulen mit ihm, ohne zur Fortpflanzung zu gelangen. Eine Trichine muß also, um die Art zu erhalten, von einem Wirt auf den anderen direkt übergehen. Bei ihr spielen Eischalen gar keine Rolle, und sie stellt ein Extrem in der biologischen Reihe dar, welche von Ascaris über Oxyuris zu ihr führt.

Die Vielseitigkeit des parasitischen Lebens tritt uns nun vor allem in den Kombinationen der verschiedenen Fortpflanzungsarten entgegen. So sehen wir häufig verschiedene Fortpflanzungsweisen bei ein und derselben Art auftreten und jeweils in gesetzmäßiger Weise mit dem Aufenthaltsort des Tieres sich kombinieren. Bei manchen Parasiten kommt sogenannte Heterogonie vor, d. h. Wechsel zwischen zweigeschlechtlicher Fortpflanzung und Parthenogenese oder Zwittrigkeit. Das ist z. B. bei einem sehr häufigen Parasiten unserer Frösche, dem Fadenwurm, Angiostomum nigrovenosum, der Fall. Derselbe kommt als Parasit in der Lunge des Frosches in einer zwittrigen Generation vor. Die vom Frosch entleerten Eier lassen im Schlamm aus sich getrenntgeschlechtliche Individuen hervorgehen, welche selbst wieder mit ihren Eiern die Frösche infizieren. Ihre Nachkommen sind wieder zwittrig. Heterogonie ist auch die komplizierte Entwicklung der digenen Trematoden (vgl. S. 299), deren Sporozysten und Redien sich ja durch Eizellen parthenogenetisch vermehren.

Echter Generationswechsel, d. h. gesetzmäßige Aufeinanderfolge von geschlechtlich und ungeschlechtlich sich vermehrenden Generationen, ist bei Parasiten sehr häufig. Wir haben oben schon von einigen Beispielen ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei Parasiten gesprochen. Es waren dies meist die ungeschlechtlich sich vermehrenden Generationen von Formen mit Generationswechsel, die wir dort als Beispiele anführten. So ist die ungeschlechtliche Vermehrung bei der Finne des Bandwurmes der Drehkrankheit der Schafe (Taenia coenurus Rud.) und bei der Finne von Taenia echinococcus in regelmäßigem Wechsel mit der geschlechtlichen Vermehrung in den Proglottiden verkettet. Auch bei den parasitischen Protozoen, wie z. B. Coccidien und Malariaerregern, ist Generationswechsel eine wichtige Einrichtung zur Vermehrung der Individuen und zur Ausbreitung der Art.

Bei einer großen Anzahl von Parasiten wird die Erhaltung der Art und damit die Infektion neuer Wirte dadurch gesichert, daß ein Zwischenwirt die Übertragung vermittelt. Ein sehr lehrreiches Beispiel bieten uns hiefür einige der Blutparasiten, welche durch Blutsauger übertragen werden. Besonders genau ist die Übertragungsform bei einem Parasiten des Hundes, der Filaria immitis Leidy, studiert worden. Sie steht der Blutfilarie des Menschen, der F. bancrofti Mans., welche die Elefantiasis erzeugt (vgl. S. 297, 298) im Aussehen und der gesamten Biologie sehr nahe. Die Männchen und Weibchen des etwa 15 cm langen Wurmes (Filaria immitis Leidy) finden sich im intermuskulären und subkutanen Bindegewebe frei oder in Zysten. Die Larven jedoch, welche lebend geboren werden und nur

285 μ lang und 5 μ dick sind, finden sich im peripheren Blut, und zwar vorzugsweise nachts. Aus diesem werden sie durch den Stich von Mücken, und zwar sowohl von Culex als auch Anopheles aufgesaugt, bohren sich in diesen Insekten durch die Darmwand in die Malpighischen Gefäße und in andere Organe des Körpers ein. Nachdem sie sich gehäutet haben, geraten sie am zwölften Tag in die Leibeshöhle und begeben sich bis in die Unterlippe der Mücke. Wenn die Mücke den Hund sticht, dann reißt eine dünne Chitinmembran zwischen Stechapparat und Unterlippe; aus der entstandenen Öffnung geraten die Larven in diese Wunde. So ist also bei diesen Formen ein Aufenthalt in einer anderen Tierart zur Sicherung der Infektion ihres Wirtes notwendig. Sie kommen ja als Blutparasiten in einem Organsystem vor, welches sie unter normalen Umständen ohne erhebliche Verletzung ihres Wirtes nicht verlassen können. Ein solcher einfacher Wirtswechsel ist wahrscheinlich auch bei den Trypanosomen der Schlafkrankheit des Menschen und der Naganaseuche des Viehes realisiert. Hier sind es die Tsetsefliegen (vgl. S. 195 und Abb. 140 u. 142), welche durch ihren Stich die Blutflagellaten von einem Opfer auf das andere übertragen.

Auch bei sehr vielen Bandwurmarten ist Wirtswechsel die Voraussetzung für die Verbreitung der Art. Dabei ergeben sich wichtige biologische Zusammenhänge, auf die wir kurz eingehen wollen. Aus dem Ei eines Bandwurmes entwickelt sich ein eigentümliches Stadium, welches als Finne bezeichnet wird. Es ist dies eine mit seröser Flüssigkeit erfüllte Blase, in welcher der sogenannte Kopf oder Scolex des zukünftigen Bandwurms, in eingestülptem Zustand schon fertig gebildet, enthalten ist. Die Finne entwickelt sich nun normalerweise nicht in demselben Tier, in welchem der Bandwurm selbst gedeiht, sondern in einem anderen Tier, und zwar einem solchen, welches von dem Wirte des Bandwurms gefressen wird. Die Finne (Cysticercus fasciolaris), welche in der Maus vorkommt, entwickelt sich im Darm der Katze zum Bandwurm (Taenia crassicollis Rud.). Die mit dem Kot der Katze entleerten Eier müssen von der Maus mit ihrer Nahrung aufgenommen werden, um sich von neuem zu Finnen zu entwickeln. Zwischen den beiden Wirten muß also ein biologischer Zusammenhang existieren. Der Wirt der Finne ist in der Regel ein Pflanzenfresser, der mit seiner Pflanzennahrung die aus dem Kot des anderen Wirtes stammenden Bandwurmeier gelegentlich aufnimmt. Der Wirt des Bandwurmes selbst pflegt ein Raubtier zu sein, welcher den pflanzenfressenden Wirt der Finne auffrißt. Beide Wirte müssen also im gleichen Gebiet leben und in ihren Lebensgewohnheiten die Bedingungen darbieten, um sich gegenseitig zu infizieren. So kommt Taenia serrata Goeze als Finne (Cysticercus pisiformis) in der Leber von Hasen und Kaninchen, als Bandwurm im Dünndarm des Hundes vor. Taenia coenurus Sieb., der Erreger der Drehkrankheit, kommt als Finne (Coenurus cerebralis) im Gehirn des Schafes, als Bandwurm im Darm des Hundes vor, und zwar mitunter in solchen Massen, daß der ganze Darm dadurch verstopft wird. So verstehen wir es gut, daß die Bandwürmer des Menschen von Finnen herzuleiten sind, welche in Tieren leben, deren Fleisch der Mensch gelegentlich in rohem oder schlecht gekochtem Zustande zu sich nimmt. Der breite Bandwurm (Bothriocephalus latus L.) kommt als Finne in Fischen, der Einsiedlerbandwurm (Taenia solium L.) im Muskelfleisch des Schweins, der unbewaffnete Bandwurm (Taenia saginata Goeze) in der Muskulatur des Rindes vor.

Ähnliche Beziehungen zwischen Wirt und Zwischenwirt finden wir in allen möglichen Gruppen des Tierreiches. So leben die Bandwürmer vieler Seevögel als Finnen in Fischen. Eine derartige Form, deren Lebensgeschichte in den letzten Jahren erforscht worden ist, ist ganz besonders erwähnenswert. Es ist dies der Tetrarhynchus unionifactor, welcher als

Bandwurm in Möwen lebt. Die Proglottiden fallen mit dem Kot der Möwe ins Meer, und zwar ist das Meer, in welchem diese Verhältnisse studiert worden sind, der blaue indische Ozean. Am Grunde des Wassers werden die Bandwurmeier mit dem übrigen Detritus, der im Wasser schwebt, von einer Muschel verschluckt. Es ist die echte Perlenmuschel, in der sich nun ein finnenartiges Vorstadium des Bandwurmes entwickelt. In der Mantelwand der Muschel wirkt der Parasit wie jeder andere Fremdkörper, d. h. das umgebende Gewebe sucht ihn abzukapseln und scheidet dabei in feinsten Lagen Perlmuttersubstanz ab. Auf diese Weise entstehen die schönen Perlen, die also in ihrem Innern als Kern einen erwürgten Bandwurm beherbergen. Nicht alle Finnen werden auf diese Weise von dem Gewebe der Muschel getötet. Manche Individuen geraten, ehe sie vollkommen umwallt sind, in Verhältnisse, welche ihre Weiterentwicklung gestatten. Es ist dies dann der Fall, wenn die Muschel von einem Meeresfisch gefressen wird. Und zwar scheint als weiterer Zwischenwirt ein Rochen in Betracht zu kommen (Trygon valga), ferner ein Knochenfisch (Balistes), die erst selbst wieder von einem räuberischen Seevogel gefressen werden müssen, ehe in dessen Darm der geschlechtsreife Bandwurm sich entwickelt.

Nicht immer ist die Wanderung des Bandwurmes während seiner Entwicklung, räumlich genommen, so beträchtlich. Der Hundebandwurm (Dipylidium caninum L.) z. B. macht sein Finnenstadium im Hundefloh (Ctenocephalus canis Curt.) durch, der die vom Hund auf seiner Haut verriebenen Eier aufgenommen haben muß. Beim Putzen seines Felles verschluckt der Hund den infizierten Floh und bekommt so den Bandwurm in seinen Darm. Wenn Flöhe in die Nahrung des Menschen geraten, kann auch er mit dem Hundebandwurm sich infizieren, um so mehr als dessen Entwicklung gelegentlich auch im Menschenfloh (Pulex irritans L.) stattfindet.

Auch unter den Blutparasiten welche durch Blutsauger übertragen werden, besitzen manche Formen einen komplizierten Entwicklungsgang, dessen Abschnitte auf die verschiedenen Wirte verteilt sind. So haben viele Hämosporidien, wie die Malariaparasiten des Menschen und der Vögel, ihre ungeschlechtliche Entwicklung im Blut des Wirbeltieres, während die geschlechtlichen Stadien nur im blutsaugenden Insekt (Anopheles bzw. Culex) auftreten. Die Malariaparasiten des Menschen z. B. vermehren sich eine Zeitlang im Blut intensiv durch Teilung weiter. Jedesmal, wenn aus einem Individuum viele geworden sind, zersprengen sie das Blutkörperchen, in welchem sie sitzen (Abb. 272, 1—5). Dabei geraten allerhand Stoffe ins Blut, welche das Fieber erzeugen. Die jungen Sprößlinge dringen jeder wieder in ein Blutkörperchen ein und machen von neuem Wachstum und Vermehrung durch. Bei den verschiedenen Fieberarten vergehen von einer Teilung zur anderen 48 oder 72 Stunden. Da die Wirkung der Gifte im Blut immer nur einige Stunden lang durch Fieber sich bemerkbar macht, so hat der Kranke fieberfreie Zeiten. Man unterscheidet, je nachdem das Fieber alle zwei Tage oder alle drei Tage wiederkehrt, die Fieberarten Tertiana und Quartana. Durch verschiedene Ursachen bedingt, so durch mehrere aufeinanderfolgende Infektionen, können die Fieberzeiten sich zusammenschieben, und es entsteht alltägliches Fieber. Das ist der Fall bei der Perniciosa, dem gefährlichsten Malariafieber der warmen Länder.

Bei all diesen Malariaparasiten treten, wenn sie eine Zeitlang sich vermehrt und das Blut überschwemmt haben, Individuen auf, welche sich zunächst nicht mehr teilen. Es sind das geschlechtliche Formen (Abb. 272, 6—8), welche im Blut unverändert weiter kreisen und der Befruchtung harren. Diese kann nicht im Menschen erfolgen, sondern normalerweise findet sie im Magen des Moskitos, der Stechmücke statt, welche an einem Menschen gesogen hat, in dessen Blut sich die richtigen Stadien fanden. Nach der Befruchtung dringen die betreffen-

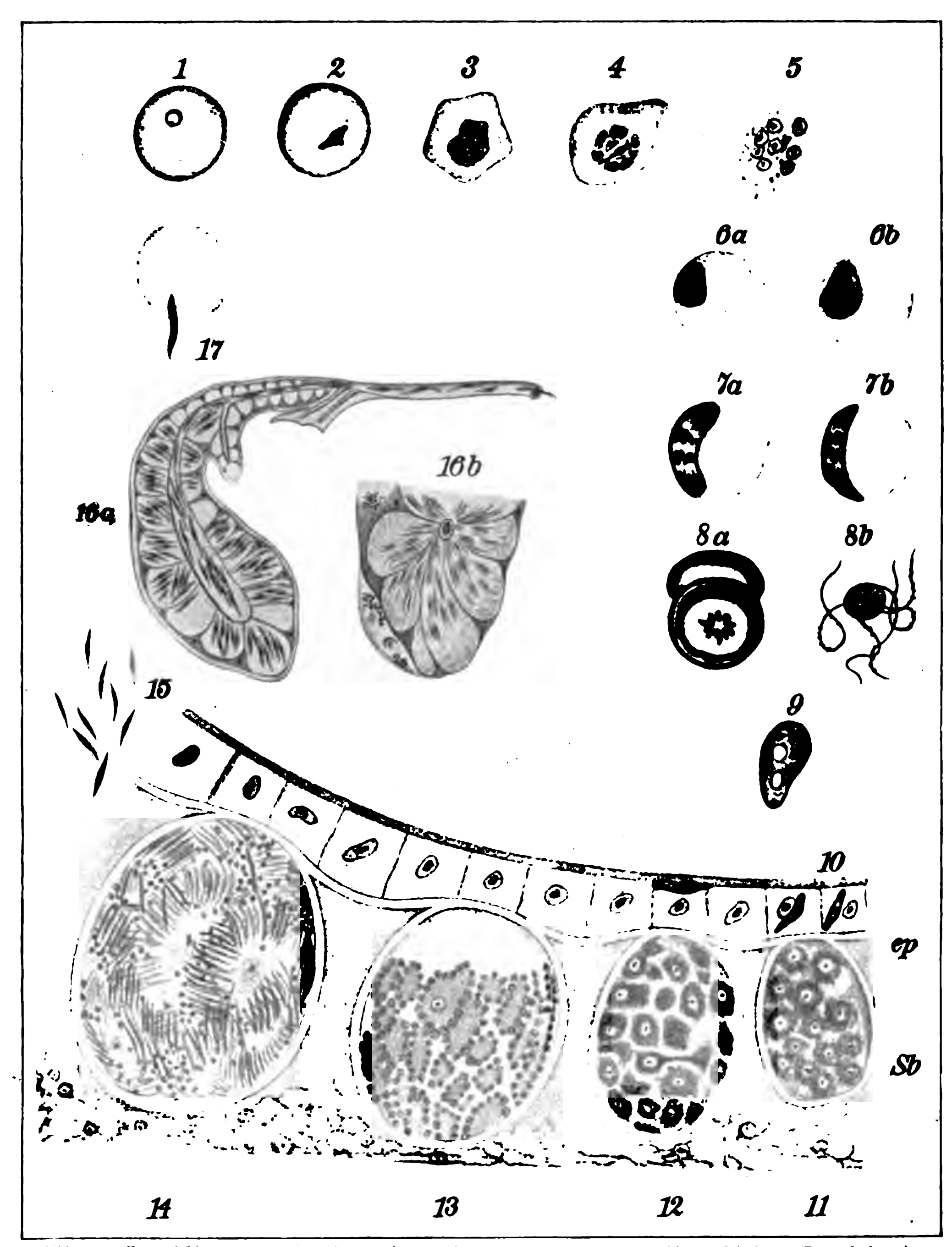


Abb. 272. Entwicklungsgang des Malariaparasiten und zwar des tropischen Fiebers (Perniciosa).
1—7 Stadien im Blut des Menschen; *8—17* Stadien in der Mücke Anopheles.

1 junger Parasit im roten Blutkörperchen; *2* Wachstum; *3* Kernteilung; *4* Teilung; *5* Zerstörung des roten Blutkörperchens; *6a, 7a* Entwicklung des weiblichen Gameten im Menschenblut; *6b, 7b* Entwicklung des männlichen Gameten im Menschenblut; *8a* reifer weiblicher Gamet im Magen der Mücke; *8b* sich ablösende männliche Gameten im Magen der Mücke; *9* befruchtetes bewegliches Stadium (Ookinet), das sich bei *10* durch das Darmepithel (*ep*) der Mücke durchbohrt und in der Darmwand (*Sb*) die Sporocysten (*11—14*) bildet. In diesen entstehen durch Teilung von Kern und Plasma (*11. 12*) die Keime (Sporozoïten) (*13, 14*), welche nach Platzen der reifen Cyste (*14*) in die Speicheldrüse der Mücke geraten; *15* freie Sporozoïten in der Leibeshöhlenflüssigkeit der Mücke; *16a* Speicheldrüsenschlauch der Mücke mit Sporozoïten in Zellen und Ausführgang; *16b* derselbe auf Querschnitt; *17* Nach dem Stich im Blut des Menschen, erste Infektion eines roten Blutkörperchens durch einen Sporozoïten.

Orig. stark vergr., z. T. nach eigenen Präparaten, z. T. nach Grassi.

den Stadien (Abb. 272, 9) in die Darmwand der Mücke ein, wachsen da zu einem relativ großen Körper heran, der in zahllose spindelförmige Keime zerfällt. Nach Zerreißung der sie umhüllenden Zyste wandern diese durch die Leibeshöhle der Mücke in deren Speicheldrüsen, um beim Stich mit Speichel in die Wunde gespritzt zu werden. So wird der Kreislauf vollendet, wenn die Mücke einen gesunden Menschen sticht und ihm die Malaria bringt. Denn in seinem Blut beginnen die Keime in die roten Blutkörperchen einzudringen und die vorhin geschilderte verderbliche Tätigkeit zu entfalten.

Da die Malaria auf den Menschen beschränkt ist, wiewohl ähnliche Parasiten und Krankheiten bei vielen Tieren vorkommen, und da die Mückengattung Anopheles, allerdings mit vielen Untergattungen und Arten, die einzige Überträgerin ist, so sehen wir hier Generations- und Wirtswechsel, und zwar Wechsel von ganz bestimmten Arten von Wirten, zur Erhaltung der Art in einer zwingenden Weise kombiniert.

Parasit und Wirt.

Manche Parasiten, vor allem Darmparasiten, führen in ihren Wirten ein ziemlich harmloses Dasein. Sie nehmen außer den Ernährungssäften ihres Wirtes auch Brocken von dessen Nahrung, dabei aber auch Bakterien und andere in seinem Darm lebende Mikroorganismen auf. Es gibt viele Beispiele von schrittweisen Übergängen von derartigen Entozoen zu echten Parasiten. Aber selbst solche Formen können bisweilen durch Größe oder massenhaftes Vorkommen ihren Wirt rein mechanisch schädigen. Das ist natürlich in viel höherem Maße der Fall bei Parasiten, welche im Innern der Gewebe zu bedeutender Größe heranwachsen, oder welche durch die Gewebe sich hindurchwühlen oder bohren. Dabei können Zerstörungen in den Organen auftreten, welche für das befallene Tier sehr gefährlich sind. Manche Arten fressen und zerstören sogar die Gewebe selbst, wie das z. B. für die Dysenterieamöben und für den Grubenwurm bekannt ist.

Diejenigen Arten, welche an den Schleimhäuten des Darms oder anderer innerer Organe angesaugt leben (Abb. 274), zerstören vielfach dadurch die Oberfläche der Schleimhaut, bewirken Narbenbildung und eventuell Wucherungen. Sehr auffallend sind auch die Schädigungen, welche durch die blutsaugenden Formen hervorgerufen werden. Nicht selten haben sie — wie z. B. die Nematoden aus der Familie der Strongyliden — eine Menge feiner Spitzen und Stacheln in der Nähe ihrer Mundöffnung (Abb. 273). Diese bewirken einen Reiz auf die Schleimhaut, welcher den Blutandrang gegen die Mundöffnung hin steigert. Demselben Zwecke scheinen auch Drüsensekrete zu dienen, welche aus Drüsen der Mundregion abgesondert werden. Ja, wir dürfen auch annehmen, daß bei den blutsaugenden Parasiten nicht anders wie bei den freilebenden Blutsaugern die Speicheldrüsen ein gerinnungshemmendes Ferment produzieren. Jedenfalls ist bei einer Reihe von Parasiten auch das Vorkommen von sogenannten Hämolysinen, d. h. von Substanzen nachgewiesen worden, durch welche die roten Blutkörperchen aufgelöst bzw. ihres roten Farbstoffs beraubt werden. Ein solches ist z. B. bei dem breiten Bandwurm (Bothriocephalus latus Gz.) des Menschen gefunden worden. Es stellte sich nach Thallquist und Faust als ein Lipoid heraus, die Ölsäure, und löst das Blut von Fischen, Vögeln und Säugetieren. Das Vorhandensein dieses Hämolysins erklärt es, daß bei Bothriocephalusinfektion starke Bleichsucht die Menschen befällt. Derjenige Pferdewurm, der sich von Blut ernährt, der Pallissadenwurm (Strongylus armatus), produziert ebenfalls im Gegensatz zu den anderen Pferdeparasiten nach Weinberg eine stark blutlösende Substanz. Daß die Köpfe des Parasiten reicher an dieser Sub-

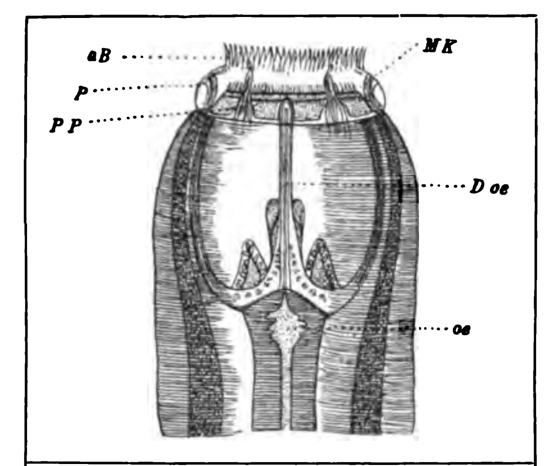


Abb. 273. Mundkapsel des bewaffneten Pallisadenwurmes des Pferdes Strongylus (Sclerostomum) equinum Müll. *MK* Mundkapsel; *P* seitliche Kopfpapillen; *PP* innere Mundpapillen; *aB* äußerer Blätterkranz; *oe* Oesophagusdrüse; *Doe* deren Ausführungsgang. Nach Looss aus Fiebiger.

stanz sind als die übrigen Teile des Körpers, weist eventuell auf ihre Erzeugung in einer Drüse der Mundregion hin (vgl. Abb. 273 *oe*). Auch die ägyptische Chlorose oder Bleichsucht, welche die vom Grubenwurm (Ankylostoma duodenale) Infizierten heimsucht, ist auf das hämolytische Gift dieses Parasiten zurückzuführen. In der verschieden starken Wirkung der von einzelnen Individuen produzierten Substanz liegt offenbar die Erklärung dafür, daß oft eine ganz geringe Infektion starke Blutarmut zur Folge hat, während manchmal Patienten mit Hunderten von Ankylostomen im Darm geringere Symptome aufweisen.

Daß in den Parasiten Verdauungsfermente gebildet werden, ist sicher. Ob dieselben aber aus dem Körper heraustreten und auf die umgebenden Substanzen eine Wirkung ausüben, ist unbekannt. Es scheint mir aber nicht unwahrscheinlich, daß etwas Derartiges vorkommt; die Gewebezerstörungen, bei denen Zellen direkt aufgelöst werden, könnten wohl auf die Wirkung derartiger Stoffe zurückgeführt werden.

Schließlich können wir bei den Wirten der Parasiten stets jene eigentümlichen Wirkungen erkennen, welche durch den Einfluß von Eiweißsubstanzen auf den lebenden Organismus herbeigeführt werden. Die Erfolge der Bakteriologie haben diese Reaktionen speziell gegenüber parasitischen und pathogenen Bakterien zuerst und in der auffälligsten Weise kennen gelehrt. Es ist eigentlich selbstverständlich, daß ähnliche Reaktionen auch gegenüber Parasiten aus höheren Organismengruppen stattfinden.

Es ist unzweifelhaft, daß die tierischen Parasiten bei ihrem Stoffwechsel Substanzen produzieren, welche auf andere Organismen, speziell auf ihre Wirte, als Gifte wirken. Ganz klar tritt uns das bei den krankheitserregenden Protozoen entgegen, so den Malariaparasiten, den Trypanosomen, den Babesien. Fieber, Auflösung der Blutkörperchen und Blutharnen sind z. B. Symptome, welche uns die Wirksamkeit dieser Gifte verraten. Gegen sie erzeugen die Wirte in ihren Geweben und im Blut Ge-

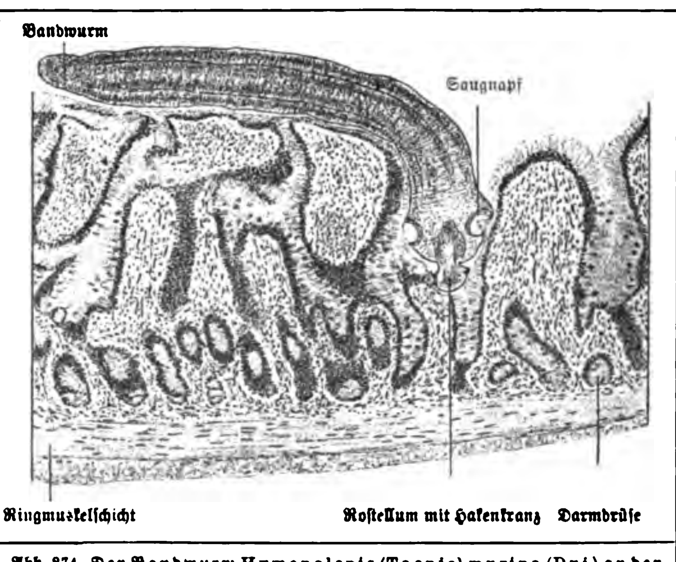


Abb. 274. Der Bandwurm Hymenolepis (Taenia) murina (Duj.) an der Darmwand einer Ratte angesaugt (Querschnittsbild). Stark vergr. Nach Brumpt.

gengifte, sogenannte Antikörper, welche die Wirkung der Gifte abschwächen oder gar aufheben.

Solche Einwirkungen der Parasiten auf ihre Wirte sind nun nicht lokal beschränkt, sondern können deren ganzen Organismus beeinflussen. Ein Anzeichen dieses Einflusses sind z. B. bei Wirbeltieren Veränderungen der Leukocyten, der weißen Blutkörperchen, die im Blutpräparat sich stark mit Eosin färben, eosinophile Granula in ihrem Körper massenhaft aufweisen, wenn der betreffende Organismus parasitenbehaftet ist. In der medizinischen Klinik spielt bei Untersuchnngen auf Parasiten aller Art die Eosinophilie des Bluts eine große Rolle.

Die charakteristischsten Allgemeinwirkungen auf den Wirt werden nun wie bei den Bakterien so auch bei den tierischen Parasiten durch ausgeschiedene spezifische Gifte, vor allem Toxine, verursacht. Man hat in einer Reihe von Fällen versucht, diese Gifte genauer zu studieren. So hat man gefunden, daß die Leibeshöhlenflüssigkeit von Ascaris megalocephala, dem Pferdespulwurm, sehr stark giftig auf den Menschen und vor allem auf das Pferd selbst wirkt. Ähnliche, wenn auch geringere Wirkungen wurden beim menschlichen Spulwurm A. lumbricoides beobachtet. Schon die Ausdünstungen dieser Flüssigkeit verursachen bei empfindlichen Personen Niesen, Katarrh, Konjunktivitis, Übelkeit, ja selbst schweres Asthma. Gelangt ein Tropfen der Flüssigkeit auf eine Schleimhaut, so erfolgt eine starke Entzündung. Nach Weinberg führt Einträufeln eines Tropfens der Leibeshöhlenflüssigkeit von A. megalocephala in das Auge des Pferdes nicht nur starke Augenentzündung und enorme Schwellung des Auges herbei, sondern hat auch Atemnot und schweren Durchfall zur Folge.

Die Erscheinungen bei Trichinose, vor allem Fieber und Krämpfe, führt Weinberg auch auf ein Toxin der Trichine zurück. Als Anzeichen für ein solches Vorkommen betrachtet er die Eosinophilie des Bluts und merkwürdige Beschädigungen des Nierengewebes. Ferner konnte er feststellen, daß neun Tage nach dem Fressen trichinösen Fleischs im Blut der Meerschweinchen eine Substanz auftrat, welche das Blut für andere Meerschweinchen und für Ratten giftig machte. Nach einigen Wochen ließ sich eine Abnahme der Toxizität des Bluts nachweisen.

Auch die Wirkungen, welche die Milben der Krätze- und Räudekrankheiten auf ihre Wirte ausüben, haben die Untersucher immer wieder auf die Annahme eines von den Parasiten produzierten Giftes hingewiesen.

Gegen diese Gifte scheinen die Wirte in ähnlicher Weise wie gegen Protozoen und Bakterien Gegengifte auszuscheiden, die sie in mehr oder weniger hohem Grade gegen die schädlichen Wirkungen der Parasitenausscheidungen feien. Bei den nach der Schlachtung sezierten Pferden fand sich nach Weinbergs Untersuchungen, wenn die Reaktion auf den Ascaris-Saft gering oder negativ gewesen war, stets der Darm mit Ascaris infiziert. Das Pferd war also gegen das Toxin seines Parasiten immun geworden. Auch bei Infektion mit Taenia echinococcus und mit Distomum hepaticum ließen sich spezifische Antikörper nachweisen.

So ausgedehnt unsere Kenntnisse über die intimeren Einwirkungen von Bakterien und höheren Tieren aufeinander sind, so wenig Untersuchungen existieren bis jetzt noch über die Beziehungen der tierischen Parasiten zu ihren Wirten, soweit nicht rein morphologische Fragen in Betracht kommen.

Was wir aber bisher wissen, erlaubt uns bereits gewisse Schlüsse zu ziehen.

Daß ein Parasit überhaupt an oder in einem Wirt existieren kann, verdankt er ge-

wissen Anpassungen, welche ihn gegen die Schutzkräfte des Wirtes widerstandsfähig machen. Wir haben schon früher (S. 273) gesehen, daß ein epizoisches Tier, um auf der Haut eines andern Tieres sich festsetzen zu können, besondere Einrichtungen wahrscheinlich chemischer Art besitzen muß. In viel höherem Maße gilt das natürlich für die Entoparasiten. Nichtparasitische Tiere werden im Innern von Tierkörpern sowohl im Darm als auch in andern Körperhöhlungen, in den Geweben und in den Zellen abgetötet. Sie gehen zugrunde infolge von Luft- oder Nahrungsmangel, infolge des mechanischen Druckes der sie einschließenden Körperteile. Vor allem werden sie aber durch Verdauungssäfte und andere vom Körper abgeschiedene Substanzen getötet. Verdauungssäfte werden vor allem im Darm abgeschieden; es scheint mir aber wahrscheinlich, daß jede Körperzelle imstande ist, entsprechende Substanzen zu produzieren. Die nächste Frage, welche sich uns also aufdrängt, und welche vor allem für die Darmparasiten von größter Wichtigkeit ist, ist folgende:

Wie kommt es, daß solche Parasiten den Wirkungen der Verdauungsfermente widerstehen, während mit ihnen gleichzeitig verschluckte andere Tiere oder lebende und tote Teile von solchen verdaut werden? Für Bandwürmer und Nematoden ist nachgewiesen worden, daß sie in ihrem Körper Antifermente erzeugen, d. h. Substanzen, welche die Wirkungen der Verdauungsfermente ihrer Wirte aufheben. Es hat sich gezeigt, daß Verdauungssäfte der Wirtstiere, wenn man sie mit einem Extrakt aus dem Körper der Parasiten vermischt, Fibrin und Eiweiß nicht mehr verdauen. Wir dürfen wohl annehmen, daß auch andere Parasiten als die bisher untersuchten solche Antifermente produzieren.

Hier in diesem Zusammenhang muß noch auf eine sehr wichtige Erscheinung im Leben gewisser Tiere hingewiesen werden. Bekanntlich verwenden gewisse Pflanzen als Ergänzung zu ihrer Ernährung eingefangene Insekten. Unter den insektenfressenden Pflanzen sind die sogenannten Kannenpflanzen (Nepenthes-Arten) dadurch besonders ausgezeichnet, daß sie in eigenartigen Kannen eine Flüssigkeit ausscheiden, welche Verdauungsfermente enthält, und in der die angelockten Insekten ertrinken und verdaut werden. Trotzdem kommen nach den Beobachtungen zahlreicher Forscher in der Flüssigkeit Tiere vor, die Jensen als „Eingeweidewürmer" der Pflanze bezeichnet hat. Es sind dies Larven von Insekten, so Culiciden (vgl. Abb. 275) und anderen Dipteren, von Psychideen, ferner Nematoden und Milben. Diese wie Eingeweidewürmer blassen Tiere sind, wie Jensen nachgewiesen hat, wie jene Parasiten durch Antifermente gegen die Wirkung der von der Pflanze ausgeschiedenen Verdauungsfermente geschützt. Wir finden also bei den Pflanzenparasiten die entsprechenden Schutzanpassungen wie bei den Tierparasiten.

Die harmlosen Bewohner tierischer Körper werden wohl durch die Neutralisierung der auf sie einwirkenden Säfte ihres Wirtes mit Hilfe ihrer Antifermente sich die nötigen Lebensbedingungen sichern und in der Regel ohne bedeutenden Schaden für ihren Wirt in dessen Körper hausen können. Nun haben wir aber vorher gesehen, daß sehr viele Parasiten in ihrem Körper Substanzen produzieren, welche ihrem Wirt schädlich sein können und es zum Teil nachgewiesenermaßen sind. Entgegen solchen schädlichen Substanzen produzieren nun die Wirtstiere Gegensubstanzen, Antikörper der verschiedensten Art. Die Antikörper, welche der Wirt hervorbringt, scheinen nicht ausschließlich gegen die vom Parasiten erzeugten Gifte sich zu richten, sondern gegen dessen ganzen Körper. Wir wissen ja, daß artfremdes Eiweiß und artfremde Zellen, wenn sie in einen Organimus hineingebracht werden, von demselben bekämpft und womöglich vernichtet und aufgelöst werden. So muß sich also zwischen dem Wirt und dem Parasiten ein Kampf entspinnen, welcher in der Hauptsache mit chemischen Waffen ausgefochten wird. Gegen jeden schädlichen Stoff, welchen der eine

hervorbringt, liefert der andere seinen Schutzstoff, und man hat tatsächlich schon nachgewiesen, daß Parasiten gegen die Antikörper des Wirtes sich zu immunisieren, d. h. also einen Anti-Antikörper zu produzieren vermögen. Wir können natürlich an dieser Stelle auf die interessanten Probleme, die sich an diese Tatsachen anschließen, nicht näher eingehen. Es genügt, auf sie hingewiesen und darauf aufmerksam gemacht zu haben, daß der Parasitismus im Tierreich ein Gebiet voll von wichtigen Fragen, die noch der Bearbeitung harren, darbietet.

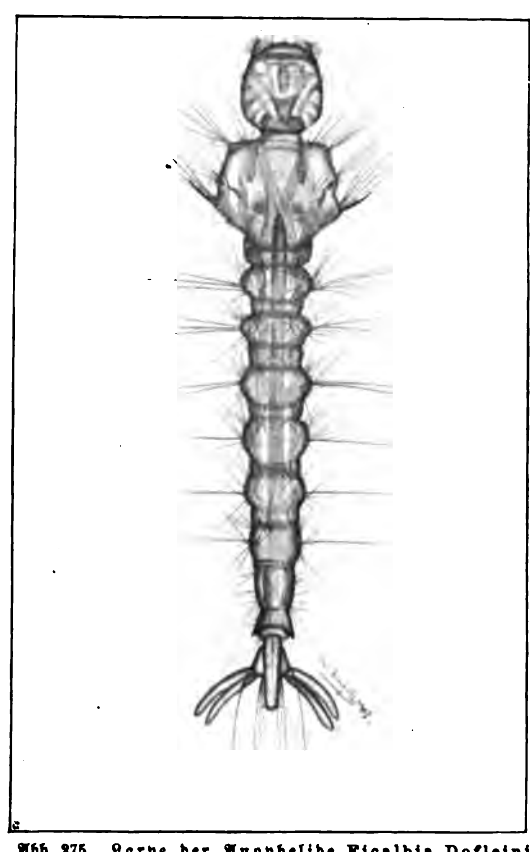


Abb. 275. Larve der Anophelide Ficalbia Dofleini Gthr. aus der Kanne von Nepenthes destillatoria aus Ceylon. Vergr. 15 mal. Nach Günther.

Bei den ständigen Parasiten der meisten Tierarten hat der Kampf der beiden Organismen typischerweise zu einem labilen Gleichgewicht geführt. Zwar muß noch jedesmal die Gesamtheit der Keime, wenn sie in einen Wirt einzudringen suchen, einen neuen Kampf auskämpfen. Aber die Parasitenart hat im Lauf früherer Generationen die Angriffswaffen erworben, welche es ihr ermöglichen, im Körper ihres Wirtes auszuharren. Immerhin werden sich die verschiedenen Keime verschieden verhalten, und es wird sich ein heftiger Kampf ums Dasein entspinnen, bei welchem viele Parasitenkeime, die bereits den mühseligen Weg bis zum Körper des Wirtsorganismus und bis in denselben hinein zurückgelegt haben, noch zugrunde gehen. Als Anzeichen davon finden wir nicht selten halb aufgelöste und zerstörte Reste von Parasiten im Wirtskörper. Besonders gegen die Gewebeparsiten werden auch die sichtbaren Hilfsmittel des Körpers mobilisiert; Entzündung und Eiterung und intensive Freßtätigkeit der Phagocyten stellen lokale Reaktionen auf eingedrungene Parasiten dar. Alle die in Betracht kommenden Tätigkeiten der Zellen und Gewebe des Wirtes sind offenbar mehr noch als durch die mechanischen Verletzungen durch den Reiz ausgelöst worden, den die vom Parasiten ausgeschiedenen Substanzen ausüben. So sehen wir denn auch vielfach die Gewebe des Wirtes in Wucherung geraten und den Parasiten in bindegewebige Kapseln einschließen. Diese Kapselbildung stellt eine offenbare Abwehrreaktion des befallenen Körpers dar und in vielen Fällen auch eine sehr erfolgreiche Abwehrreaktion. Die Kapseln, in welche die Trichinen eingeschlossen werden (Abb. 271, 5—7, S. 316), können im Lauf der Jahre durch Kalkeinlagerungen verhärten. Und auch die kostbaren Perlen, welche den Bandwurm der Perlmuschel als prachtvolle Sarkophage einschließen, sind ja solche verkalkte Abwehrhüllen, die den Parasiten umschließen (vgl. S. 318 u. 319). Zwar können oft Parasiten in abgekapseltem Zustand viele Jahre lang in ihrem Wirt existieren, bis sie bei dessen Tod in einen andern Organismus gelangen oder mit ihm zugrunde gehen. Aber sehr häufig findet man in den Kapseln nur mehr spärliche Reste der durch die Abwehrreaktion des Wirtes getöteten und aufgelösten Parasiten.

Naturgemäß muß der Kampf zwischen Wirt und Parasit hin und her schwanken. Und so sehen wir denn in vielen Fällen, wenn die Einwirkung des Parasiten auf den Wirt eine sehr intensive ist, den letzteren mehr oder minder schwer erkranken. Die Erkrankung kann lokaler Natur sein, indem sie sich in Gewebezerstörung oder Zellvernichtung äußert. Sie kann aber auch allgemeiner Natur sein, wenn entweder die zerstörten Körperbestandteile von großer Lebenswichtigkeit sind, oder wenn die vom Parasiten produzierten Stoffe das normale Funktionieren des Körpers und seiner Organe nachteilig beeinflussen.

Ich erinnere noch einmal an die Fiebererscheinungen, welche bei Malaria auftreten, an die schweren Gehirnschädigungen, welche die Schlafkrankheit mit sich bringt, an die an Epilepsie erinnernden Krampfanfälle, die durch manche parasitischen Würmer ausgelöst werden. Die eigentümlichen, zu den Krebsen gehörigen Rhizocephalen bewirken bei den von ihnen befallenen Krabben eine ganz merkwürdige Erscheinung, welche man als parasitäre Kastration bezeichnet. Die Aussaugung durch den Parasiten hat nämlich bei dem Wirt eine vollkommene Rückbildung der Geschlechtsorgane zur Folge. Die Kastration hat auch auf das äußere Aussehen der Tiere einen Einfluß, indem sekundäre Geschlechtsmerkmale, wie z. B. die Form des Hinterleibs, stark verändert werden. Der Hinterleib des männlichen Tieres nimmt eine Form an, die derjenigen des weiblichen Tieres sehr ähnlich wird. Parasitäre Kastration ist auch bei Wespen und Hummeln beobachtet worden, welche stylopisiert d. h. von kleinen parasitischen Insekten aus der Gattung Stylops befallen waren. Auch sonst im Tierreich kennt man Fälle, in denen die Wirkung der Parasiten sich besonders intensiv an den Geschlechtsorganen bzw. an deren mangelhafter Entwicklung zeigt. Ist der Kampf zwischen dem Parasiten und seinem Wirt gut ausbalanciert, so wird der Parasit in seinem Wirte leben können, ohne denselben in lebensgefährlicher Weise zu schädigen. Er hat sozusagen ein Interesse daran, daß sein Wirt möglichst lange am Leben bleibt; denn in der Mehrzahl der Fälle muß er ja mit ihm sterben. Nur in einzelnen besonderen Fällen ist die Verbreitung des Parasiten durch den Tod des Wirtes bedingt, so daß dessen Tötung im Interesse des Parasiten liegt. In der Regel aber können wir diejenigen Parasiten, welche schwere Krankheiten erregen oder ihren Wirt töten, als Parasiten bezeichnen, welche übers Ziel hinausgehen. Die Angriffs- und Verteidigungswaffen, die ihnen gegen ihren Wirt zur Verfügung stehen, werden von ihnen in zu intensiver Weise angewendet. Entweder treten sie infolge exzessiver Produktion in zu großen Massen in einem Wirt gleichzeitig auf, oder sie produzieren die Substanzen, welche nur ihr Lebendbleiben im Wirtsorganismus garantieren sollen, in einer Menge und Konzentration, welche das Haus, das sie sich gebaut haben, wieder einreißt.

3. Kapitel.

B. Organismen als Feinde der Tiere.

(Das Tier im Kampf gegen seine Verfolger.)

Die letzten Kapitel haben uns gezeigt, daß der Kampf ums Dasein bei den Tieren vielfach in der Hauptsache ein Kampf um die Nahrung ist. Am meisten und leichtesten wird dies beobachtet, wenn wir sehen, wie ein Tier, vor allem ein Raubtier, mit seinem Beutetier kämpft und dies sich gegen seinen Angreifer wehrt. Da sehen wir die einzelnen Arten mit den mannigfaltigsten Waffen zu Angriff und Verteidigung ausgestattet. Als

wir die Ernährung der Tiere behandelten, haben wir die zur Beschaffung der Nahrung notwendigen Angriffswaffen bereits besprochen; bei vielen Tieren müssen dieselben natürlich auch als Verteidigungswaffen gegen stärkere Gegner dienen.

Häufig sehen wir die Anpassungen der Raubtiere und der Beutetiere in der intimsten Weise aufeinander abgestimmt, und wir haben oft den Eindruck, als ob die Angriffs- und Verteidigungswaffen der beiden Gruppen sich gegenseitig zu überbieten versuchten. Während die Anpassung gegen die Allerlei- und Wahlfresser schützt, hilft sie nichts gegen die auch hier uns entgegentretenden Spezialisten.

Die Beobachtung der blutigen Kämpfe, welche Raubtiere mit ihren Beutetieren führen, veranlaßt uns eine naheliegende Frage aufzuwerfen. Gibt es überhaupt Tiere, welche andere ohne Bedürfnis töten, gibt es also richtige Mörder unter den Tieren, welche aus reiner Mordlust, ohne daß der Hunger oder die Angst sie beherrscht, das Leben anderer Tiere vernichten? Es finden sich in der Literatur vor allen Dingen in den Werken der Reisenden in exotischen Gegenden zahlreiche Berichte über Raubtiere, welche in Viehherden furchtbare Gemetzel anrichten. So wird von dem afrikanischen Leoparden und dem südamerikanischen Puma und Jaguar berichtet, daß sie Viehherden bei Nacht überfallen und eine große Anzahl von Tieren töten, während sie nur eines davon als Beute davonschleppen, ähnliches wird aus den kalten Gegenden der Erde von den Wölfen berichtet. Und jeder von uns hat es schon einmal erlebt, daß ein Hühnerstall durch die „Mordlust" eines Marders, eines Wiesels oder einer Viverre verödet. Kann man aus der Tatsache, daß ein Raubtier zahlreiche Opfer mordet, nur eines aber von ihnen zu seiner Nahrung verwendet, höchstens einige wenige seinen Jungen zuschleppt, den Schluß ziehen, daß ein blutdürstiger Instinkt das betreffende Tier beherrscht? Untersuchen wir genauer die Fälle, über welche berichtet wird, so handelt es sich bei den Opfern einer Metzelei fast immer um eine größere Anzahl von Tieren, welche in einer Hürde eingepfercht oder in einem Stall eingeschlossen sind. Der Überfall erfolgt meistens in der Nacht: was liegt da näher als anzunehmen, daß der Räuber in der allgemeinen Verwirrung selbst erschreckt, blind um sich wütet. In dem engen Raum verwunden seine furchtbaren Angriffswaffen zahlreiche Tiere ebenso wie sie die Wände zerkratzen und die Zäune zerreißen.

Auch ist es bekannt, daß räuberische Tiere in wildreichen Gegenden ihre Opfer töten, um nur kleine Stücke vom Fleisch oder gar nur das Blut zu genießen, während sie den übrigen Kadaver den Hyänen, Schakalen, Geiern usw. überlassen. W. H. Hudson gibt z. B. für den Puma in La Plata an, daß er oft Hirsche tötet, um nur ein Stück aus der Brust zu fressen oder das Blut zu saugen, und daß der Wanderfalke im selben Gebiet, der auch nur große Vögel anfällt, ihnen nur am Kopf Stücke Fleisch abhackt oder das Gehirn auspickt. Wo aber Wild selten ist, da konnte er beobachten, daß der Puma die Beute, an der er sich einmal gesättigt hatte, unter Gras und Buschwerk verbarg und für die nächste Mahlzeit aufhob.

Immerhin mag in einzelnen Fällen ein Raubtier, von dem zuerst erschlagenen Opfer nicht befriedigt, unter einer Herde sich eine andere bessere Beute aussuchen. Das wäre aber noch bei weitem nicht der Ausdruck einer Eigenschaft, die wir mit dem Blutdurst entarteter Menschen vergleichen dürfen. Wir sind nur zu sehr geneigt, in Fällen, in denen irgendwelche Kräfte der Natur uns und unserm Eigentum Schaden zufügen, den unpersönlichen Gewalten ähnliche Eigenschaften zuzuschieben, wie sie etwa uns feindliche oder schädliche Menschen besitzen.

Wie werden doch vor allem Raubtiere, welche Menschen töten, noch heutzutage von Kulturmenschen gehaßt und beschimpft. In früheren Zeiten stellte man sie sogar vor Ge-

richtshöfe, verurteilte sie zum Tode und vollzog das Urteil in einer mehr oder minder grotesken Form. Und doch war es in den meisten Fällen für das betreffende Tier ganz einerlei, ob es ein Kalb, ein Reh oder einen Menschen erbeutete.

Doch kennen wir immerhin einige Vorkommnisse, welche darauf hindeuten, daß manche Raubtiere mit der Zeit einen besonderen Geschmack für spezielle Tiere, eventuell für den Menschen, gewinnen. In Argentinien hat man oft beobachtet, daß der Puma in Gegenden, in denen viele Pferde gezüchtet werden, sich auf diese spezialisiert und das Fleisch von Fohlen allem andern vorzieht. Hudson glaubte sogar auf diese Vorliebe das Aussterben der ehemals in Südamerika einheimischen Pferde zurückführen zu können. In Gegenden mit ausgesprochener Schafzucht gewöhnen sich aber die Pumas vielfach so ausgesprochen an Schaffleisch, daß sie eventuell zwischen Kälbern sich verbergen, ohne diesen etwas zu tun, ehe sie den Angriff auf die Schafhürde machen. Auch wird von Tigern und Leoparden aus verschiedenen Gegenden der Erde übereinstimmend berichtet, daß einzelne Individuen zu „Menschenfressern" werden, welche mitten zwischen Herden von Vieh und Wild sich gerade den Menschen herausfangen. Ähnliches wird auch von Krokodilen behauptet und von letzteren sogar, daß sie eine Auswahl zwischen verschiedenen Menschenrassen träfen. Speziell von dem riesenhaften Crocodilus porosus, welcher an den tropischen Küsten des indopazi-



Abb. 276. Habicht auf eine Krähe stoßend

fischen Gebiets weit verbreitet ist, wird angegeben, daß er zwischen Angehörigen der schwarzen, gelben und weißen Rasse sehr wohl zu unterscheiden weiß, und daß er einen Weißen lieber frißt als einen Neger, im Chinesen jedoch den bevorzugtesten Leckerbissen erblickt. Kentert ein Boot mit Angehörigen der drei Rassen in der gefährlichen Zone, so sind die Neger und Weißen außer aller Gefahr, wenn nur genug Chinesen an Bord waren. Vom Puma dagegen wird von allen kompetenten Beobachtern, vor allem von Hudson angegeben, daß er, trotz seines Mutes, seiner Kraft und Gewandtheit — obwohl er siegreich mit dem Jaguar und dem grauen Bären ämpft — niemals einen Menschen angreift.

Die einzigen Fälle im Tierreich, in denen ein organisiertes Töten zahlreicher Individuen vorkommt, bieten uns eigenartige Vorgänge, welche bei den staatenbildenden Insekten beobachtet worden sind. Wenn die Ameisen Krieg führen, dann tötet jedes einzelne Individuum so viele Gegner, als es nur bewältigen kann, und der Kampf und das Töten hört, wie in den Kriegen der Menschen, erst dann auf, wenn die eine der Parteien den Kampfplatz behauptet hat. Im allgemeinen handelt es sich also bei den meisten Kämpfen um Tiere auf der Nahrungssuche, gegen welche die Tiere, die jenen als Beute dienen können, mehr oder weniger wirkungsvoll geschützt sind. Außer von der Vollkommenheit der Schutzanpassung hängt deren Wirksamkeit von der Höhe der morphologischen Anpassungen, den physiologischen Leistungen, den Sinnesorganen, den psychischen Fähigkeiten der Verfolger ab.

1. Das Verhalten der Tiere bei Gefahr.

Die wichtigsten Schutzanpassungen der Tiere lassen sich in zwei große Gruppen einteilen. Ihr Zweck ist nämlich 1. Flucht und Verbergen und 2. Verteidigung und Abschreckung. Beide Gruppen zeigen uns nun die Tiere in ganz verschiedenem Verhalten, und wir werden sehen, daß dies davon abhängt, welcher der beiden schon öfter erwähnten großen Kategorien sie angehören (vgl. S. 153).

Die flinken, rasch beweglichen Tiere mit hochentwickelten Instinkten suchen ihr Heil, wenn sie von einem ihnen überlegenen Gegner bedroht werden, meist durch die Flucht in die Weite. Die Formen dieser Kategorie sind ja alle mit guten Sinnesorganen und vortrefflichen Bewegungswerkzeugen ausgestattet. Beobachten wir ihr Benehmen, so können wir feststellen, daß sie in der Mehrzahl der Fälle eine drohende Gefahr mit Hilfe des bei ihnen vorherrschenden Sinnes, z. B. des Gesichts oder Gehörs, rechtzeitig wahrnehmen. Sodann fliehen sie in einer Richtung, welche sie von der nahenden Gefahr so weit wie möglich entfernt, und wenden dabei die ganze Bewegungsschnelligkeit an, zu der sie befähigt sind. Bei den meisten ist die Fluchtbewegung ein automatisch eintretender Reflex, das Tier hört nicht eher auf sich fortzubewegen, als bis es eine weite Strecke zurückgelegt hat. Es hetzt davon, bis es stark ermüdet stehen bleibt, und diese atemlose Flucht erfolgt auch dann über eine weite Strecke hin, wenn die vermeintliche Gefahr das Tier nicht verfolgt. Wird das Tier verfolgt, so wird der Reflex jedesmal von neuem ausgelöst, wenn das Tier ermüdet im Tempo nachläßt oder gar stehen bleibt und dadurch die Entfernung zwischen ihm und dem Verfolger sich erheblich verringert. Bei fortgesetzter Verfolgung durch einen an Schnelligkeit überlegenen Gegner überwiegt schließlich die Macht der Ermüdung über die Kraft des Fluchtreflexes. Das Tier wird eine Beute seines Verfolgers.

Diese Art der Flucht ist charakteristisch für die meisten Huftiere, für viele Vögel, für viele Fische, die Mehrzahl der größeren Tagschmetterlinge, zahlreiche Crustaceen und andere niedere Tiere des freien Wassers, wie Pfeilwürmer, pelagische Anneliden usw. Gerade die

Fische bieten uns interessante Beispiele für den Gegensatz zwischen den zwei hier angedeuteten Kategorien von Tieren, wenn wir etwa einen pelagischen Fisch, z. B. eine Makrele, mit einem Bodenfisch, z. B. einer Scholle, vergleichen. Während die Makrele ins Weite flieht, sucht die Scholle nach einer kurzen Fluchtbewegung sich in ihrer Art zu verbergen.

Bei den in die Weite fliehenden Tieren erfolgt die Flucht nun nicht etwa immer in einer geradlinigen Richtung, sondern die Tiere benützen entsprechend ihren sonstigen Lebensgewohnheiten die jeweiligen Vorteile des Geländes, Landtiere vermeiden das Wasser, Wassertiere das Land, Steppentiere den Sumpfboden, Felsentiere den Boden der Steppe, Baumtiere vermeiden den Abstieg usw. Doch gilt das nicht durchaus, in der äußersten Erregung und Angst fliehen die Tiere nicht selten in eine für sie ungeeignete und ungewohnte Umgebung. Wer erinnert sich nicht an das Bild des Hirsches, der bei der Parforcejagd gehetzt, seine letzte Zuflucht im Wasser sucht? So können auch Gemsen etwa in Oberbayern aus dem Gebirge in die Hochebene geraten, die fliegenden Fische springen an Bord der Dampfer, und Singvögel, vom Sperber verfolgt, fliehen in die Wohnungen des Menschen.

Nicht alle Formen verlassen sich ausschließlich auf die Schnelligkeit ihrer Bewegungen, um ihrem Feind zu entrinnen, nicht selten ändern die Tiere in bestimmter Weise mehr oder minder plötzlich die Richtung ihrer Flucht, um dadurch den Gegner zu täuschen und ihn Kraft und Schnelligkeit verlieren zu machen. So schlägt der Hase seinen Haken, d. h. er ändert plötzlich in scharfem Winkel die Richtung seiner Flucht, und der Kiebitz und manche Schnepfenvögel führen einen eigenartigen Zickzackflug aus. Vom südamerikanischen Strauß (Rhea americana Darwinii) wird berichtet, daß er durch die ausgebildete Taktik seiner Flucht die größten Anforderungen an die Schnelligkeit der Pferde und die Überlegung und Gewandtheit der Gauchos stellt, die ihn mit geschwungenen Bolas verfolgen. So suchen diese Tiere durch Anwendung von „List" die Überlegenheit ihres Gegners auszugleichen. Viele Tiere beginnen ihre Flucht schon mit einer eigenartigen ruckweisen Bewegung, welche zum Fluchtreflex gehört und mit ihm automatisch verknüpft ist. Viele Krebse schnellen sich plötzlich rückwärts, Krabben führen ihre überraschenden Seitwärtsbewegungen, Heuschrecken und Zikaden ihre weiten Sprünge aus. Diese Bewegungen sind durch vielerlei Übergänge mit den unten besprochenen Schreckreaktionen verbunden.

Ganz anders als alle bisher erwähnten verhalten sich die trägen, langsamen Tiere, deren Sinnesorgane weniger hoch ausgebildet sind, und deren Instinkte eine einseitigere Differenzierung aufweisen. Alle diese Formen haben schon während des gewöhnlichen Lebens abgemessene, vorsichtige Bewegungen, ihre Sinnesorgane lassen sie die Gefahr meist relativ spät wahrnehmen; wenn es geschieht, dann ist die geringe Kraft und Gewandtheit ihrer Gliedmaßen nicht mehr imstande sie zu retten. Sie müssen andere Mittel anwenden, um den Verfolgern zu entgehen. Nehmen sie irgend etwas Verdächtiges wahr, so werden ihre Bewegungen noch langsamer und vorsichtiger, ein Schreck veranlaßt sie zu vollkommener Ruhe; manche Spinnen, Käfer und überhaupt Gliederfüßler ziehen erschreckt so plötzlich die Beine an, daß sie von der Pflanze oder jeweils dem Gegenstand, auf dem sie sich befinden, herabfallen; am Boden angelangt, suchen sie alsbald zu fliehen oder sich zu verbergen. Ähnliches kommt auch bei höheren Tieren vor; so läßt sich die Schlange Oxybelis acuminatus von den Ästen fallen und versucht erst vom Boden aus die Flucht.

Noch vollkommener ist diese Gewohnheit, in der Bewegungslosigkeit Schutz zu suchen, bei denjenigen Tieren ausgebildet, von denen man in der Regel sagt, daß sie „sich tot stellen". Wiederum sind es viele Insekten, von denen wir diese eigenartigen Formen der Schreckreaktion berichten können. Ich nenne nur die Käfer Anobium, Dermestes, die Coc-

cinellen, vor allem die Elateriden, die sich regelmäßig tot stellen, ehe sie ihren eigenartigen Sprung ausführen (vgl. Bd. I, S. 212). Auch bei Kleinschmetterlingen, bei solitären Bienen, bei Wespen, bei Wanzen, Zikaden, Ameisen, Blatt- und Stabheuschrecken und vielen anderen Insekten finden wir die gleiche eigenartige Gewohnheit. Sie kehrt wieder bei Spinnen, bei einzelnen Krabben und selbst bei Reptilien und Säugetieren. Die Phrynosomen und viele Eidechsen und Schlangen der Wüste, ja selbst unsere einheimische Ringelnatter, stellen sich bisweilen tot. Sie verharren vollkommen bewegungslos, bis einige Zeit seit dem Eintritt der Gefahr vorübergegangen ist, ohne daß sie gefährdet wurden. Regt sich dann nichts in der Umgebung, so setzen sie sich nach einigen vorsichtigen Bewegungen ganz flink und munter wieder in Bewegung. Unter den Säugetieren ist es ganz besonders die Beutelratte, das Opossum, von dem die gleiche Eigentümlichkeit zahlreichen Beobachtern aufgefallen ist.

Das **Totstellen** ist vielfach eine sehr wirksame Schutzanpassung; denn die Augen der meisten höheren Tiere sind vor allem für die Wahrnehmung von Bewegungen eingerichtet, so daß unbewegliche Objekte leicht ihrer Aufmerksamkeit entgehen.

Die vorhin genannten Formen repräsentieren also einen ganz extremen Typus, sie machen gar keine Bewegungen zum Zweck der Flucht. Ihnen ähneln in dieser Beziehung andere Tiere, die im Anschluß an das Wahrnehmen einer Gefahr nur eine ganz kurz dauernde Bewegung ausführen, um dann sofort für eine längere oder kürzere Zeit sich absolut ruhig zu verhalten. Das sind die Tiere, welche sich zu verbergen suchen. Erschreckt durch irgendeine Veränderung in ihrer Umgebung, führen sie nur einen Sprung, einen oder wenige Sätze aus, um einen Schlupfwinkel aufzusuchen. Ein Eichhörnchen springt rasch hinter den Baumstamm, andere Nagetiere, Mäuse, Hamster, Murmeltiere, suchen schnell ihre Höhle oder ein natürliches Versteck unter Steinen, in der Erde, in Felsritzen auf. Manche Fische und viele Batrachier wühlen sich in den Schlamm ein, dasselbe tun

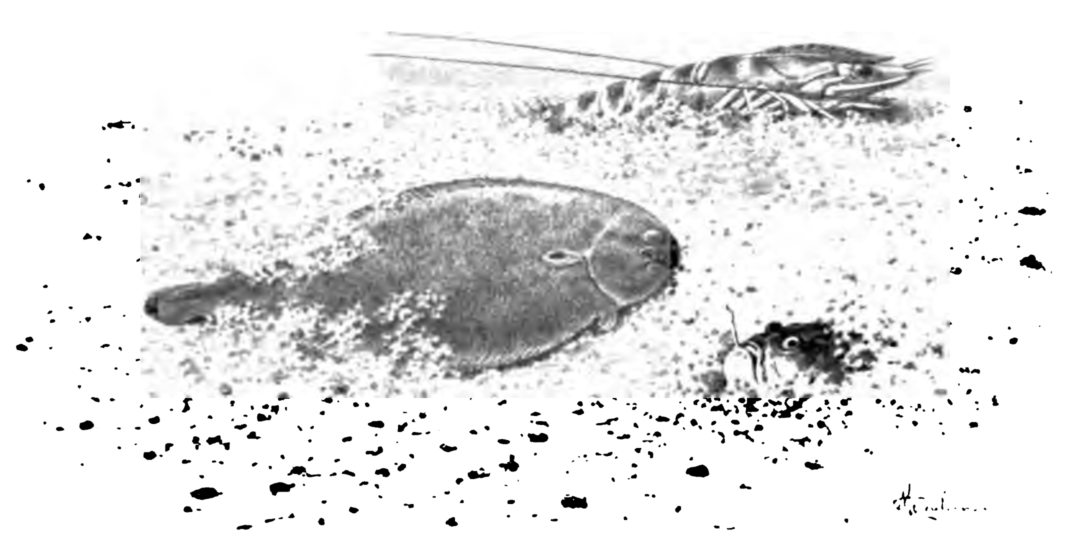


Abb. 277. *Peneus membranaceus* Sandgarneele, *Solea solea* Seezunge, *Uranoscopus* Himmelsgucker. Am Boden des Meeres im Sand mehr oder minder eingewühlt. Orig. nach dem Leben. Golf von Neapel.

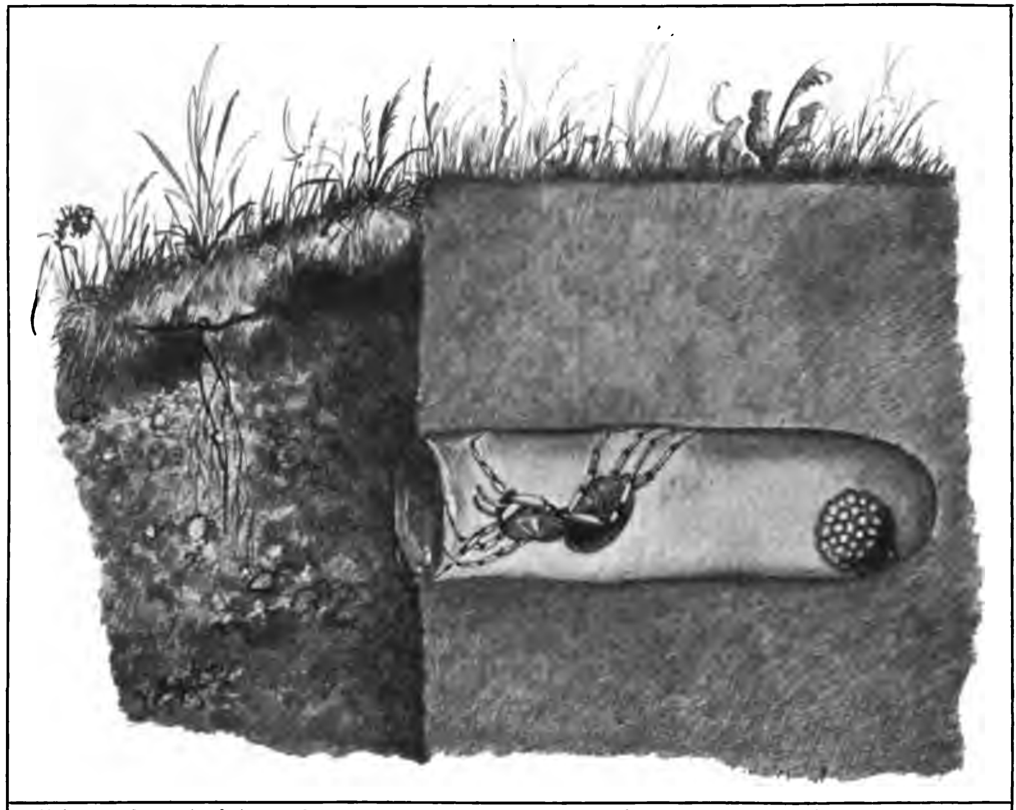


Abb. 278. Tapezierspinne (*Nemesia caementaria*) in ihrer Wohnröhre, den Deckel zuhaltend; im Hintergrunde der Röhre das Eipaket. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

auch Schildkröten; Skinke und andere Wüstenreptilien, so die Hornviper (Cerastes cornutus), wühlen sich in den Sand der Wüste. Gürteltiere, Schnabeltier und Schuppentiere graben sich mit Hilfe ihrer harten Klauen mit der größten Schnelligkeit in den härtesten Erdboden ein. Im Meere zeigen viele Crustaceen, Ringelwürmer, Mollusken, Stachelhäuter usw. die Gewohnheit, sich bei allen möglichen Gefährdungen in den Sand oder Schlamm zu wühlen (Abb. 277). Die merkwürdigen Anpassungen, welche ihnen dabei helfen, sind an einer andern Stelle dieses Buches (S. 235) erörtert.

Das sind alles natürliche Verstecke, es handelt sich dabei um die Ausnützung irgendwelcher Vorteile des Geländes. Manchmal benützen auch solche Tiere natürlich vorhandene Höhlungen usw. zum regelmäßigen Versteck; viele aber bauen sie nachträglich in irgendeiner Weise aus; ihnen schließen sich diejenigen an, welche ihre Verstecke ausschließlich der eigenen Kunstfertigkeit verdanken. Hier wäre der Beobachtung Dohrns Erwähnung zu tun, daß Seeigel sich mit Steinen und Pflanzenteilen bedecken, so daß sie vor ihren Feinden verborgen sind, aber auch, durch das Versteck gesichert, großer und behender Tiere wie dekapoder Krebse sich bemächtigen können. Im einfachsten Falle der Bautätigkeit wird von vielen Tieren eine kleine Grube oder Röhre gegraben, in welche sie sich zurückziehen. Viele derartige Bauten haben wir früher schon (S. 235) bei der Schilderung der in Sand und Schlamm lebenden Tiere besprochen. Ich erinnere nur an die vielen röhrenbewohnenden Cölenteraten und Würmer. Indem diese Tiere ihre Wohnröhren mit Schleim auskleiden, üben sie schon eine gewisse Bautätigkeit aus. Diese erscheint erheblich vervoll-

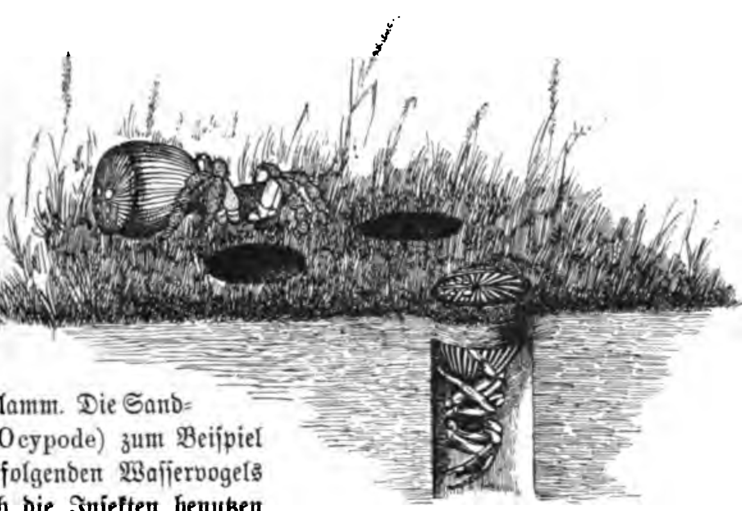


Abb. 279. Cyclosomia truncata, Spinne, die ihre Wohnröhren mit dem eigentümlich umgestalteten Hinterleibsende verschließt. Nat. Größe. Nach Mc Cook.

kommnet bei vielen Crustaceen. Nicht wenige Amphipoden bewohnen Schlammröhren, die sie mit einem Schleimgespinst austapezieren. Ganz besonders ausgesprochen in ihrer Funktion als Schlupfwinkel und Schutzmittel sind die Bauten gewisser höherer Crustaceen. Viele strandbewohnende Krabben leben zum Beispiel in sorgfältig geglätteten ziemlich tiefen Höhlen im Sand oder Schlamm. Die Sandkrabben des tropischen Strandes (Ocypode) zum Beispiel fliehen vor dem Schatten des verfolgenden Wasservogels rasch in diese Schlupfwinkel. Auch die Insekten benutzen vielfach den Schutz, den ihnen selbstgebaute Höhlen gewähren. So bauen die Grillen, viele Käfer oder ihre Larven (vgl. S. 259) sich ihre Löcher. Meist ist in einem relativ festen Material die Höhle ausgegraben oder ausgenagt, wir werden später noch vielfach von solchen Höhlen zu sprechen haben, die den Tieren nicht nur als Schlupfwinkel für ihre eigene Person sondern als Vorratskammer, als Brutnest für die Nachkommenschaft usw. dienen. Manche Tiere bauen sich ja auch derartige Wohnungen, in denen sie nur eine gewisse unbewegliche Periode ihres Lebens zubringen, so manche Raupen für die Zeit der Puppenruhe und viele höhere Tiere für den Sommer- oder Winterschlaf. All dies soll an anderer Stelle behandelt werden. Aber selbst für den Bau der gewöhnlichen Schlupfwinkel verwenden manche Tiere eine weitgehende Kunstfertigkeit, so werden die Höhlen von nicht wenigen Insekten und Spinnentieren mit Hilfe des Produktes der Spinndrüsen sorgsam austapeziert und ausgepolstert.

Ein hochinteressantes Beispiel bieten eine Anzahl von Spinnenarten dar, welche infolge ihrer Geschicklichkeit den Namen der Tapezierspinnen (z. B. Nemesia caementaria Abb. 278) erhalten haben. Während andere Spinnen sich röhrenförmige Wohnungen aus Gespinst frei in der Luft oder zwischen Blättern, Ästen, Holzstücken oder Steinen bauen, fertigen die Tapezierspinnen unterirdische Röhrenbauten an. Sie wühlen einen meist schief in den Boden eindringenden Gang und tapezieren ihn mit einem dichten filzartigen Gewebe aus. Damit nicht genug. Sie bringen an ihrem Hause auch eine Türe an; aus demselben filzigen Gespinste wie die Wandbekleidung verfertigen sie einen kreisrunden Klappdeckel, welcher an der einen Seite durch eine Art von Scharnier mit dem Rande des Röhreneingangs verbunden ist. Das ist die Türe, die sie öffnen und schließen können. Da die Röhren sich meistens an Abhängen befinden, und das Scharnier am oberen Rande befestigt ist, so fällt die Tür, wenn die Spinne das Haus verläßt, von selbst hinter ihr zu. Ist e zu Hause, so vermag sie ungebetenen Gästen den Eintritt zu verwehren, indem sie sie an eigens angebrachten Handgriffen mit ihren Klauen zuhält, wenn etwa jemand von außen zu öffnen versucht.

Ein ganz eigentümliches Tier muß nach Mc Cook die Spinne Cyclosomia truncata sein, welche die Löcher, die sie bewohnt, mit ihrem eigenartigen pfropfenähnlich gebildeten Hinterleib verschließt, wobei dessen hintere Fläche mit dem Boden eine Ebene bildet (Abb. 279).

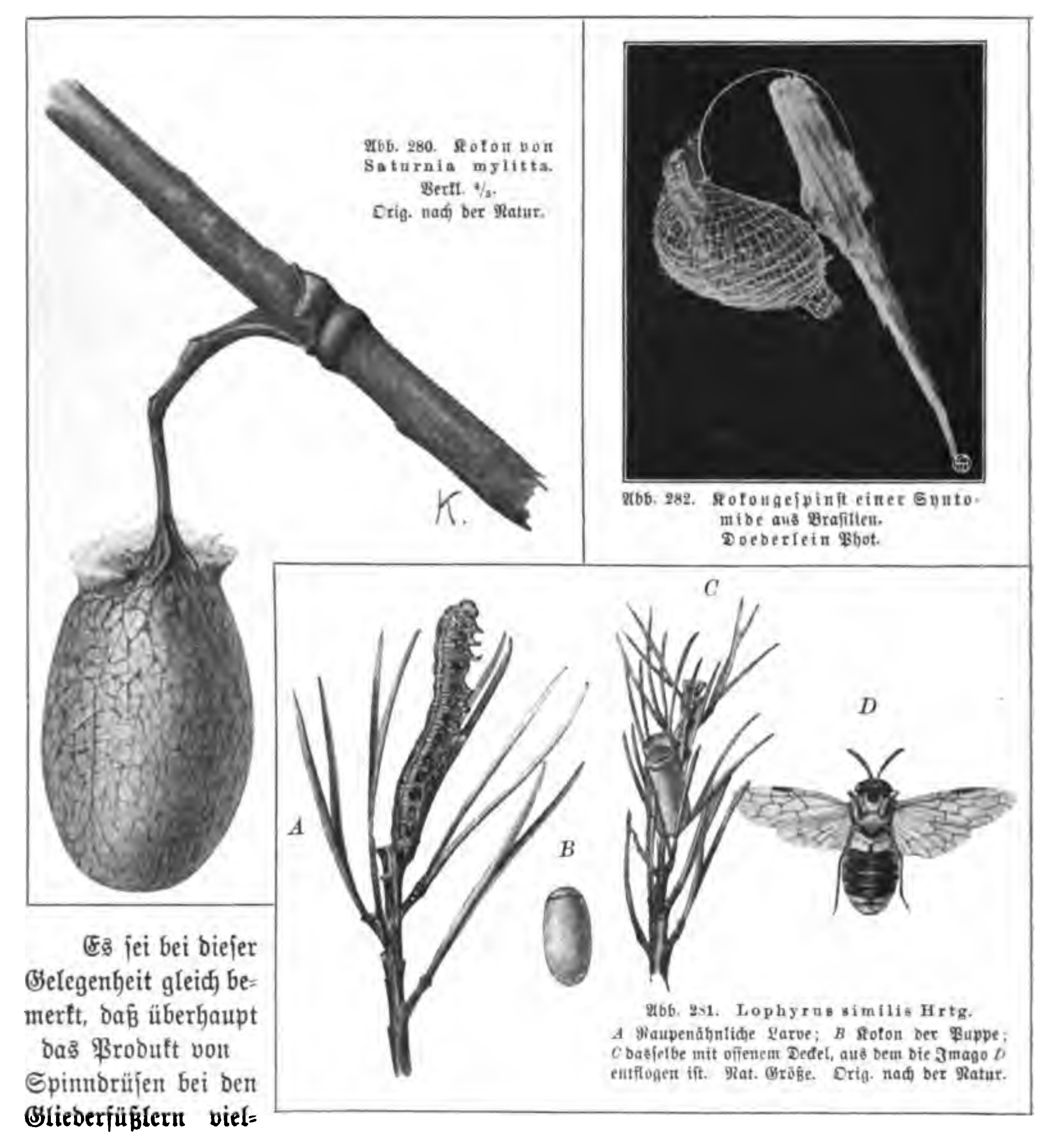


Abb. 280. Kokon von Saturnia mylitta. Verkl. 4/5. Orig. nach der Natur.

Abb. 282. Kokongespinst einer Syntomide aus Brasilien. Doederlein Phot.

Abb. 281. Lophyrus similis Hrtg. *A* Raupenähnliche Larve; *B* Kokon der Puppe; *C* dasselbe mit offenem Deckel, aus dem die Imago *D* entflogen ist. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Es sei bei dieser Gelegenheit gleich bemerkt, daß überhaupt das Produkt von Spinndrüsen bei den Gliederfüßlern vielfach angewandt wird, um Schlupfwinkel herzustellen. Ich denke dabei nicht nur an die Kokons, in welche sich die Puppen der verschiedenartigsten Insekten einschließen, an die mit Hilfe von Spinnfäden hergestellten Bauten der Weberameise, sondern vor allen Dingen an die sogenannten Raupennester. Viele gesellig lebenden Raupenarten, z. B. Ringelspinner, Goldafter aber auch Gespinstblattwespen (Lophyrus) fertigen oft sehr große, dichte und starke Gewebe an, welche den ganzen Wohnplatz umhüllen. Diese Gespinstbauten sind Schlupfwinkel, in denen die Tiere bei Nacht, bei ungünstiger Witterung und bei Gefährdung sich zurückziehen. Die Erfahrung lehrt, daß diese Bauten einen sehr wirksamen Schutz darstellen; so ist es bekannt, daß die Raupen von Hyponomeuta (der Gespinstmotte) von Vögeln kaum oder gar nicht verfolgt werden. In Ceylon konnte ich allerdings beobachten, daß solche Raupennester von Nektarinien direkt aufgesucht und geplündert wurden.

Auch die Kokons, welche die Puppenstadien vieler Insekten umhüllen, stellen nur einen

relativen Schutz gegen Feinde bar. Immerhin mögen sie aber gegen Schlupfwespen und manche kleinere Verfolger von Wert sein.

Die Seidenraupen spinnen bekanntlich bei der Verpuppung einen viele tausend Meter langen Faden, der in vielen Touren um die spinnende Raupe herumgelegt wird, so daß eine feste Hülle entsteht. Da der Schmetterling in fertig entwickeltem Zustand das feste, zähe Gehäuse wieder verlassen muß, ist es am einen Pol, beim Kopfende des Tieres, aus leichterem, lockererem Gewebe hergestellt, das der ausschlüpfende Schmetterling durchnagen kann. Bei manchen Schmetterlingsarten wird von vornherein am Vorderende im Kokon eine kreisrunde Öffnung gelassen, die aber, um die unbewegliche Puppe nicht allen Nachstellungen von Angreifern von dieser Seite her wehrlos auszusetzen, in besonderer Weise geschlossen sein muß. Das ist z. B. bei dem kleinen Nachtpfauenauge Saturnia carpini in der Weise durchgeführt, daß ein Kranz von steifen Borsten, die auch aus Seide hergestellt sind, sich wie ein Reuseneingang über der vorderen Öffnung zusammenneigen. Indem sie so ein spitzes Dach bilden, verwehren sie Eindringlingen den Zugang, erlauben aber dem fertigen Schmetterling, der sie zur Seite drückt, ohne große Arbeit auszuschlüpfen. Ähnliche Einrichtungen finden wir in verschiedener Vollkommenheit bei anderen Schmetterlingskokons.

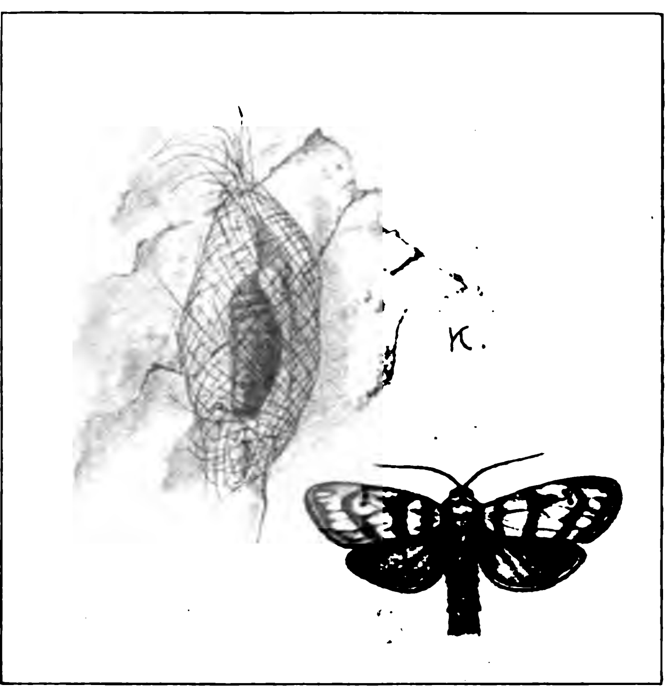


Abb. 283. Chionaema javanica.
Oben Puppe im Gittergespinst, unten Schmetterling dazu.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Die Kokons sind oft mit starken Stielen oder durch sonstige Verbindungen an Unterlagen angeheftet (Abb. 280). Manche Spinner befestigen ihre Puppenkokons noch ferner an umhüllende Gegenstände, die die Schutzwirkung verstärken. So spinnen Saturnia-Arten ihren Kokon zwischen je zwei Blätter ihres Nährbaums und befestigen mit einem Seidenband die Stiele der Blätter an den Zweig, so daß sie beim Welken nicht abfallen können.

Bei einigen tropischen Schmetterlingen ist die Puppe in einen so lockeren Kokon eingehüllt, daß ein mechanischer Schutz gröberer Art durch ihn sicher nicht gewährt werden kann. Die Puppen der südamerikanischen Syntomideen hängen ihre Puppe frei in die Luft an einen elastischen, gebogenen Stiel; die Puppe selbst ist in einen fein gesponnenen Gitterkäfig eingeschlossen (Abb. 282). Ähnliches findet sich bei Schmetterlingen aus anderen Tropengegenden. Abb. 283 zeigt die Puppe von Chionaema javanica auf der Rinde eines Baumes in einem zarten Kokongitter, welches aus den langen Haaren (Brennhaaren?) der zur Verpuppung schreitenden Raupe gebaut sein soll. Ob wohl in den feuchten Tropengegenden jene Falter sich „gut gelüftete“ Kokons bauen, um vor übermäßiger Feuchtigkeit, Verschimmelung und

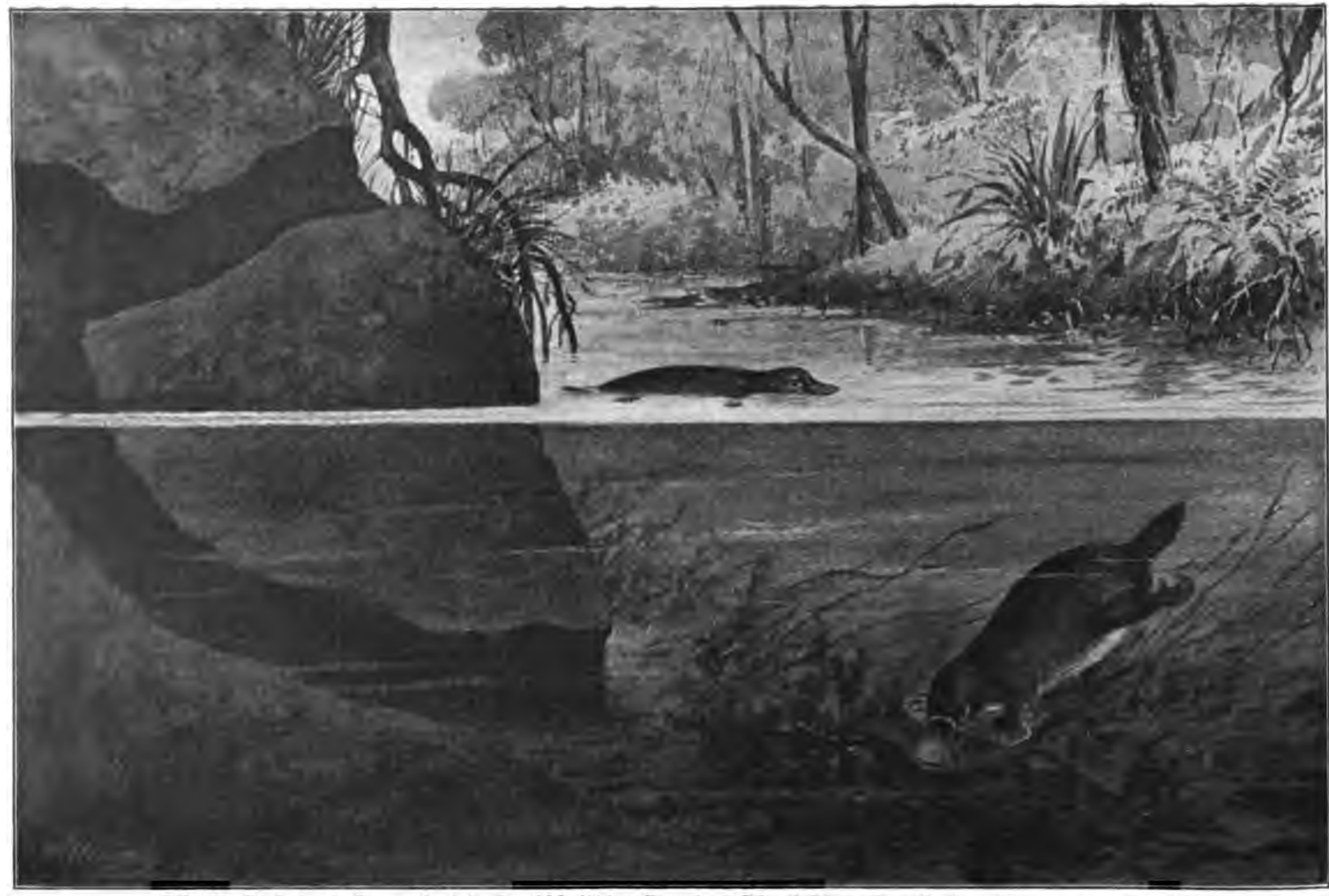


Abb. 284. Flußufer in Queensland im Durchschnitt den Bau eines Schnabeltiers (Ornithorhynchus anatinus Shaw), zeigend, im Wasser zwei der Tiere.

anderen Gefahren bewahrt zu sein? Dann könnte das Kokongitter als Schutz gegen alle möglichen Feinde immerhin noch recht wirksam sein, gegen Raubinsekten, den Stachel von Schlupfwespen und auch gegen den Schnabel kleinerer Vögel, welche die Berührung mit Gespinst und Raupenhaaren scheuen. Oder wären diese durchbrochenen Kokons nur als ein Erbteil von den Ahnen aufzufassen, ein nicht mehr notwendiger Schutz, den die konservative Kraft der Vererbung immerhin noch andeutungsweise beibehalten hat?

Auch unter den Wirbeltieren gibt es Beispiele für die Flucht in Verstecke, die die Tiere sich selbst angelegt haben. Eine ganze Reihe von Fischen, vor allem aus der Familie der Gobiiden, zeigen an Stelle der Brustflossen eine aus denselben hervorgegangene saugnapfähnliche Bildung. Mit derselben können sie sich an Steinen, auch an deren Unterseite ansaugen. Formen aus dieser Familie pflegen bei drohender Gefahr Löcher und Höhlen im steinigen Meeresboden aufzusuchen und sich da festzusaugen, so daß der Wellengang sie nicht herausspülen kann. Sie benützen nur natürliche Verstecke, während Aale, Neunaugen u. a. sich Löcher im Schlamme selbst graben.

Jeder von uns hat schon eine Schlange oder Eidechse beobachtet, die sich in „ihr Loch" flüchtete. Die großen Eidechsenarten der Galapagosinseln (vgl. S. 35 Abb. 12) bauen sich weite Höhlen in den Erdboden der Strandregion. Von den afrikanischen Eidechsen aus der Gattung Uromastix ist es bekannt, daß sie nicht nur Löcher, die sie selbst gegraben, bewohnen, sondern diese auch bei der Flucht mit ihrem eigentümlichen, kolbenförmigen, harten und dornigen Schwanz wie mit einem Pfropfen verschließen.

Vögel, welche Höhlennester bewohnen, benutzen diese auch vielfach bei drohender Gefahr als Zufluchtsort, so die Uferschwalben, Tropikvögel, die S. 275 besprochenen Erdeulen. Viel häufiger als bei den Vögeln dienen bei den Säugetieren die Bauten sowohl zum Schutz der Nachkommenschaft als auch den Eltern als Schlupfwinkel. Das kann man schon aus der ganzen Anlage dieser Bauten und besonders aus der Art und Weise erschließen, in welcher sie durch einen oder mehrere Zugänge erreichbar sind. Dachs und Fuchs haben ja stets an ihren Höhlen außer einem Haupteingang mehrere Notausgänge gegraben. Sehr interessant sind auch die Bauten von Murmeltieren und ihren Verwandten, so des nordamerikanischen Präriehundes (Cynomys). Dieser baut um den Ausgang seiner unterirdischen Höhle einen kleinen hartgestampften Hügel, auf diesem kann man die Tiere nicht selten beobachten, wie sie auf den Hinterbeinen stehen und Umschau halten. Naht irgendeine Gefahr, so stürzen sie sich kopfüber in den Gang, welcher in der Mitte des Hügels beginnt und zunächst mindestens 1 m weit senkrecht hinabführt, ehe er umbiegt. So kann das Tier sich direkt hinunterfallen lassen und ist nach wenigen Sekunden schon in Sicherheit.

Eines der niedersten Säugetiere, das australische Schnabeltier (Ornithorhynchus anatinus), baut nach Semon eine Höhle mit komplizierter Eingangsanlage. Das Tier, welches im Bau seiner Füße und seines Schnabels sehr an eine Ente erinnert, findet ähnlich wie diese seine Nahrung im Wasser. Am Boden von Gewässern im Schlamme gründelnd, sucht es hauptsächlich nach kleinen Süßwassermuscheln, und zwar ist es meist nachts unterwegs. Der Bau ist am Ufer des Wassers angelegt, an einer Stelle, an welcher das Ufer in Form einer Böschung steil abfällt. Der Hauptteil der Wohnung besteht aus einem „Kessel", welcher sich zwei und mehr Meter von der Oberfläche entfernt befindet, so hoch gelegen, daß das Wasser bei normalem Stand nicht eindringen kann. Zu ihm führt ein ziemlich grad verlaufender Gang, welcher an der Böschung meist an einer durch Gebüsch verdeckten Stelle oberhalb des Wasserspiegels ausmündet (Abb. 284). Dieser Gang gabelt sich ungefähr in der Mitte seines unterirdischen Verlaufs und entsendet einen Zweiggang,

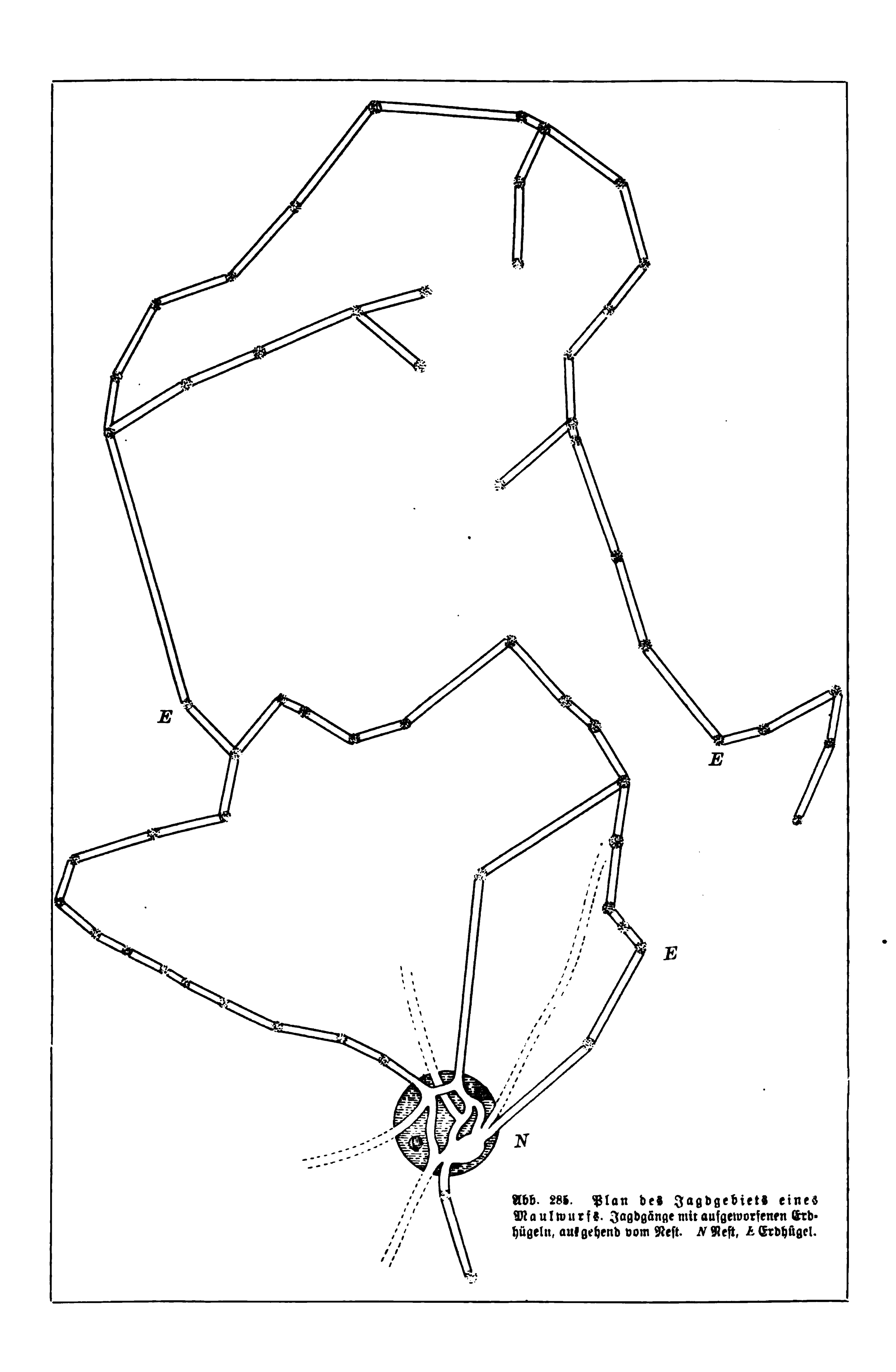


Abb. 285. Plan des Jagdgebiets eines Maulwurfs. Jagdgänge mit aufgeworfenen Erdhügeln, ausgehend vom Nest. *N* Nest, *E* Erdhügel.

welcher nach unten steigt und unterhalb des Wasserspiegels ausmündet. So hat das Schnabeltier entsprechend seiner amphibischen Lebensweise zwei Möglichkeiten zur Flucht.

Von unseren einheimischen Tieren baut der Maulwurf einen komplizierten Bau, über den vielfach falsche Vorstellungen verbreitet sind. Auch in der Literatur finden sich oft falsche und mißverständliche Schilderungen desselben. Er soll daher in nachfolgendem z. T. an der Hand eigener Erfahrungen etwas genauer beschrieben werden.

Untersucht man das Jagdgebiet eines Maulwurfs, so findet man zwischen einer Menge der gewöhnlichen aufgeworfenen Erdhaufen einen größeren Hügel, der sich über der eigentlichen Wohnung des Tieres wölbt. Da eine solche Behausung oft jahrelang bewohnt wird, so wachsen auf dem Hügel nicht selten kleine Sträucher.

Graben wir den Hügel auf, so finden wir einen größeren Hohlraum, der von einem System von Gängen umgeben ist. Über die Anordnung dieser Gänge werden vielerlei voneinander abweichende Angaben gemacht. Die Darstellung, welche in fast alle Handbücher und populären Schilderungen übergegangen ist, ist unrichtig oder entspricht doch einem sehr seltenen Vorkommnis. Übrigens ist es nicht ausgeschlossen, daß die Bauten der Maulwürfe in verschiedenen Gegenden voneinander abweichen.

Der Maulwurf baut seine „Festung" an solchen Stellen, wo er genügend Feuchtigkeit und möglichst viel Nahrung findet. Das Niveau, in welchem der eigentliche Hohlraum des Nestes angelegt wird, hängt von dem Stand des Grundwassers bzw. Bodenwassers ab.

Aus dem Nestraum führt eine Anzahl von Gängen heraus; zunächst ist mindestens ein Laufgang vorhanden, welcher das Nest mit dem Jagdgebiet des Tieres verbindet, meist sind es ihrer mehrere; denn von 100 Nestern gleichen sich nicht zwei im Grundplan des Systems der sie umgebenden Gänge. Nicht selten führt aus dem Nestgewölbe ein blind endigender Gang steil nach unten. Außerdem findet sich ein mehr oder minder kompliziertes



Abb. 286. Durchschnitt durch den Nesthügel des Maulwurfs (*Talpa europaea* L.).
Vgl. hierzu den Plan Abb. 287 *A* und die Erklärung im Text. Orig. im Anschluß an Wessinsky.

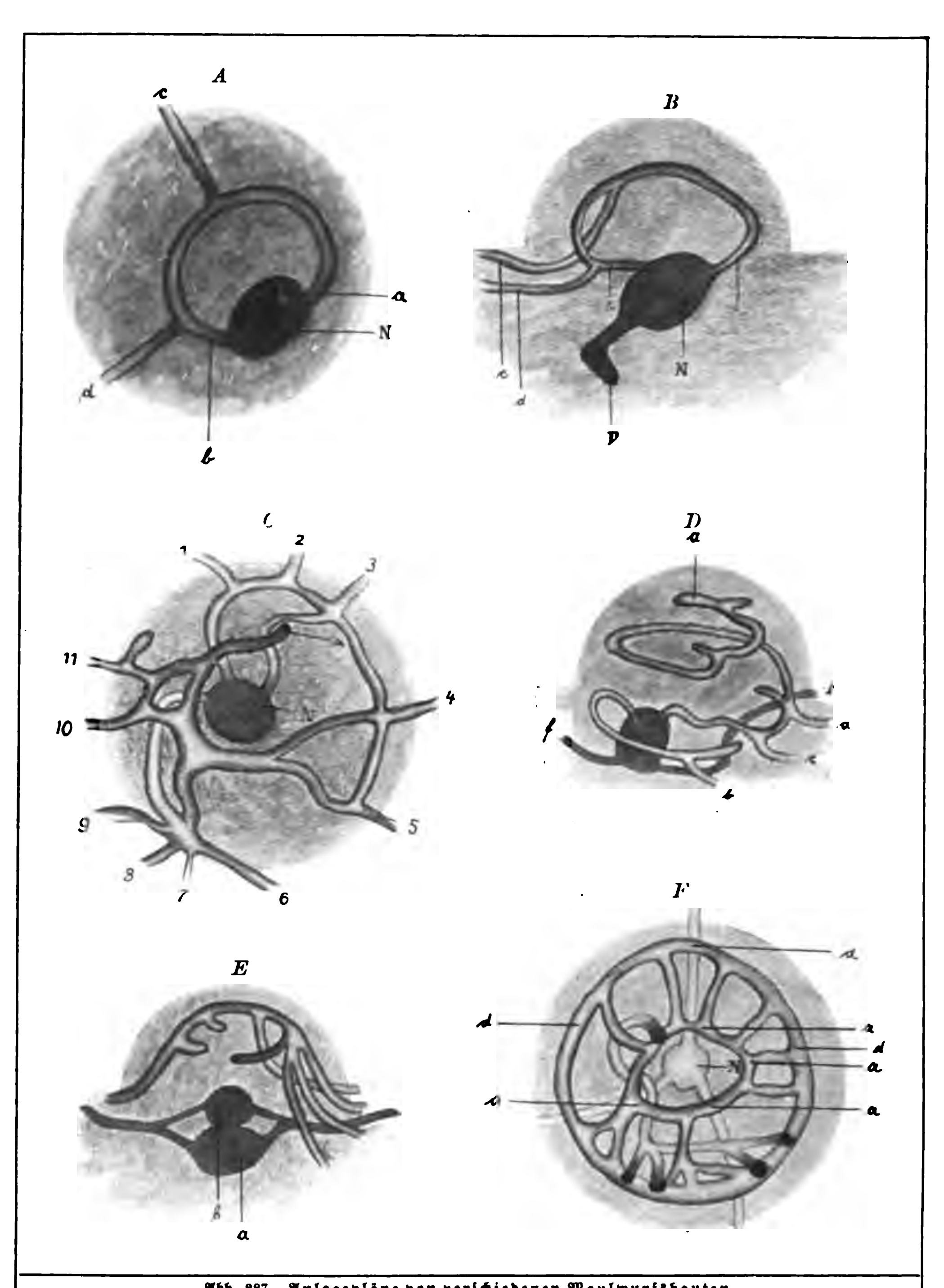


Abb. 287. Anlagepläne von verschiedenen Maulwurfsbauten.

N jeweils das eigentliche Nest. *A* Nest und Gänge von oben gesehen; *B* dasselbe Nest von der Seite, *a*, *b* Ringgang, *c*, *d* Laufgänge, *p* in die Tiefe führender kurzer Gang; *C* komplizierter Bau mit einigen Hügelgängen und 11 abführenden Lauf- und Jagdgängen; *D* Nest mit spiralig verlaufendem Hügelgang und fünf abführenden Lauf- und Jagdgängen; *E* Nestbau mit zwei Nesthöhlen, *a* die früher angelegte, aber infolge steigenden Grundwassers verlassene und durch *b* ersetzte. Im Hügel ein Bogengang mit Seitengängen. Vom Nest nach jeder Seite ein Laufgang; *F* sehr kompliziertes System von Hügelgängen, welche in zwei Ringgängen sich vereinigen und so an die früher für typisch gehaltene „Maulwurfsburg" erinnern. Nach Adams.

System von Gängen in dem Hügel selbst. Diese Gänge sind nach Adams, dessen Darstellung mir am meisten Wahrscheinlichkeit zu besitzen scheint und am meisten meinen Erfahrungen entspricht, entstanden, während der Maulwurf am Nest und den verschiedenen Gängen baute. Sie dienten dazu, um die überschüssige Erde beiseite zu schaffen. Sehr häufig findet man im Hügel einen oder mehrere spiralig verlaufende Gänge; nicht selten sind die verschiedenen Umgänge derselben durch Querschächte miteinander verbunden.

So kann gelegentlich auch jene komplizierte Anordnung entstehen, welche vielfach auf Grund der Angaben älterer Autoren, besonders von St. Hilaire, als typisch angegeben wird, nämlich zwei zirkuläre Gänge, einer im oberen Teil, der andere in der Basis des Hügels und zwischen ihnen eine Anzahl radiärer Verbindungen (vgl. Abb. 287 F).

Eine weitere Komplikation können länger bewohnte Bauten dadurch erhalten, daß z. B. bei steigendem Grundwasser der Maulwurf das eigentliche Nest nach oben verlegt, so daß man zwei oder noch mehr Nestanlagen übereinander findet (Abb. 287 E). Das unterste, verlassene Nest ist das ältere, das oberste, das neueste, ist in Benützung. Solche Neubauten haben auch Veränderungen der Gänge zur Folge, neue Fluchtgänge usw. müssen angelegt werden.

Viele Tiere, die Höhlen bewohnen, wie Fledermäuse, Bären oder die Baumlöcher aufsuchenden Marder, üben keine eigene Bautätigkeit aus.

2. Die körperlichen Schutzanpassungen.

a) Äussere Schutzanpassungen.

Ähnlich wie bei den Pflanzen so besteht auch bei den Tieren der Schutz gegen Feinde in seiner einfachsten Form in einer harten widerstandsfähigen Körperoberfläche oder Hülle. So finden wir denn Tiere aus allen Gruppen durch Panzer oder Gehäuse in vielfältiger Weise geschützt. Schon die Protozoen liefern uns Beispiele für die verschiedenen Modifikationen, welche dieses Schutzmittel erfahren kann. Die Foraminiferen besitzen kräftige Kalkskelette; die Radiolarien meist zarte Kieselskelette. Bei beiden Gruppen kann der empfindliche Plasmakörper in das Gehege des Panzers zurückgezogen

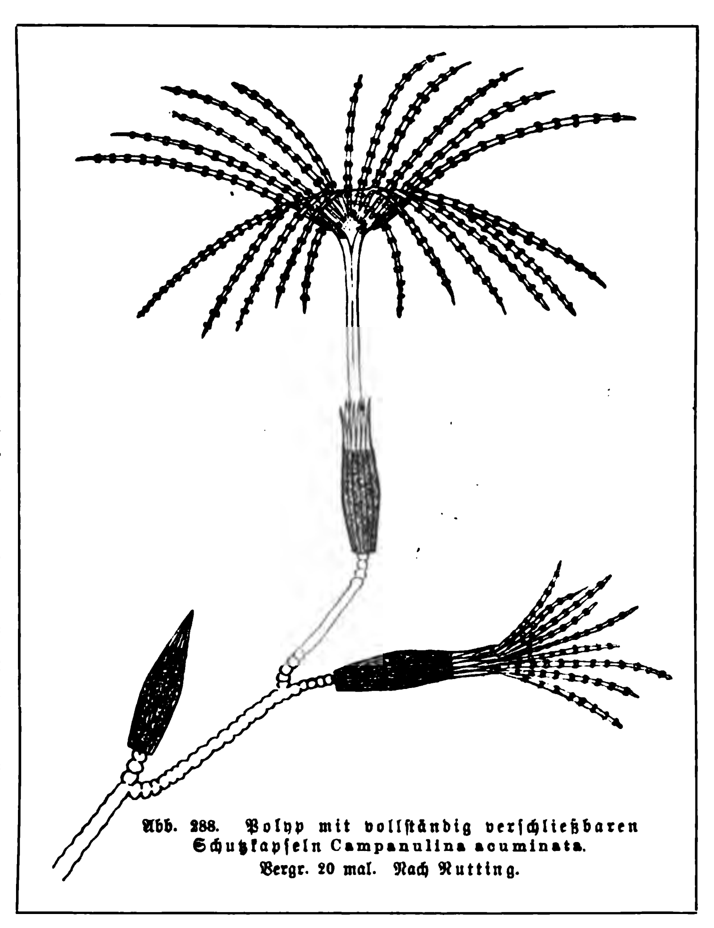


Abb. 288. Polyp mit vollständig verschließbaren Schutzkapseln Campanulina acuminata. Vergr. 20 mal. Nach Nutting.

werden, dessen feine stachelige Beschaffenheit bei den Radiolarien wesentlich der Schwebfähigkeit dieser Planktontiere zugute kommt. Auch unter den Geißeltierchen und Wimperinfusorien finden wir viele durch äußere Hüllen geschützte Formen. Es handelt sich da meist um festsitzende Tiere, bei denen wir alle jene Schutzeinrichtungen schon vertreten finden, die uns sogleich wieder bei den festsitzenden vielzelligen Tieren entgegentreten werden. Da finden wir die zarten Körper aus Trichtern und Kelchen hervorragend, in welche sie bei drohender Gefahr zurückgezogen werden können, wie z. B. bei den Flagellaten aus den Gattungen Dinobryon und Epipyxis; nicht selten können die Gehäuse durch kunstvolle Deckel verschlossen werden, wie bei den Infusorien aus den Gattungen Cothurnia und Lagenophrys. Bei der Besprechung der sessilen Tiere haben wir früher schon erwähnt, daß das Schutzbedürfnis derselben bei den verschiedensten Gruppen übereinstimmende Anpassung zur Folge gehabt hat. So finden wir denn bei den Hydroidpolypen, bei den Korallen der verschiedensten Gruppen,

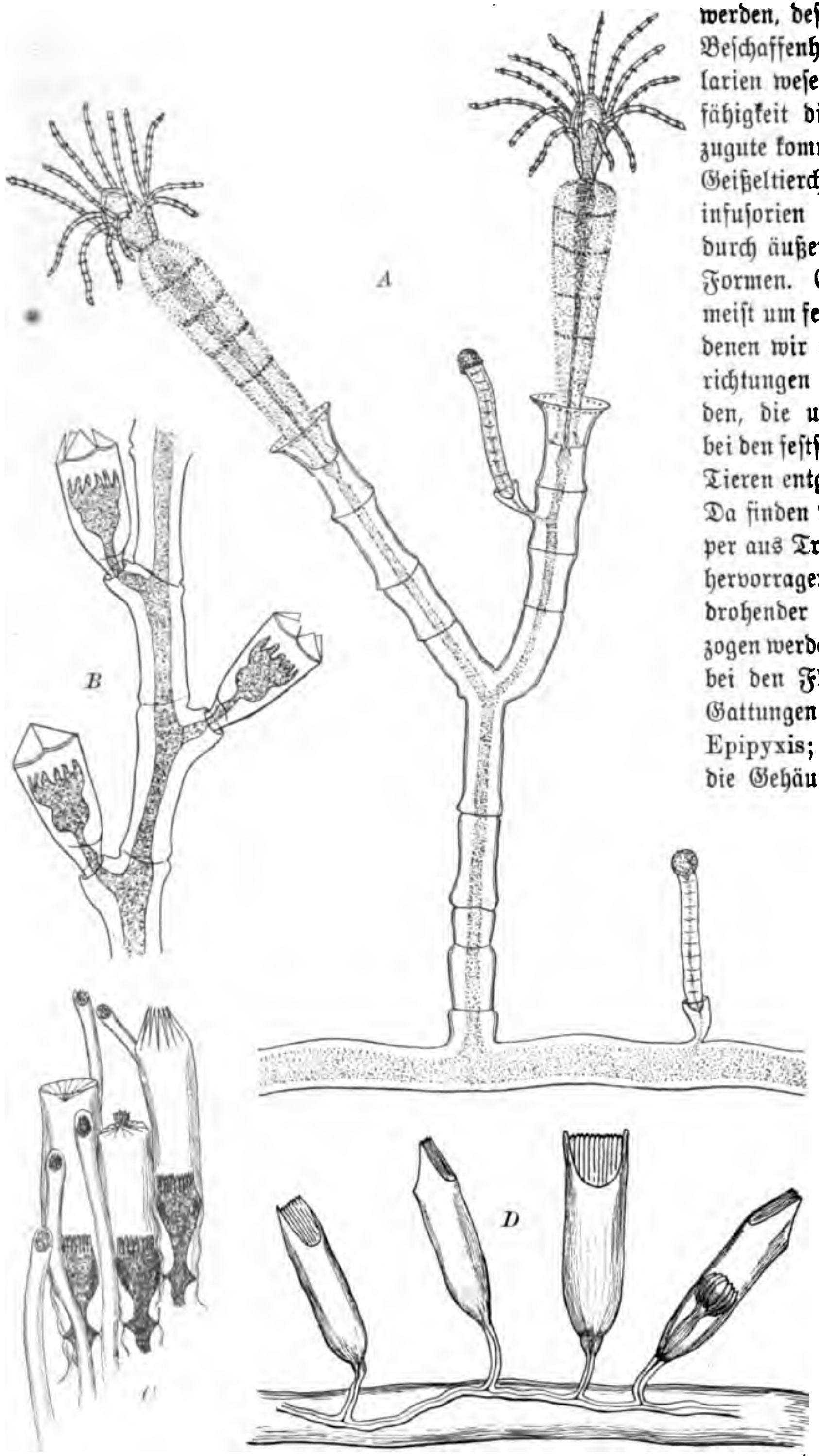


Abb. 289. Schutzkelch- und Deckelbildung bei marinen Hydropolypen.
A Ophiodes mirabilis; *B* Thyroscyphus regularis; *C* Lafoeina maxima; *D* Stegopoma fastigiatum. Stark vergr. Nach Nutting, Marktanner, Hincks und Orig.

bei den Moostierchen, den Seescheiden und den Röhrenwürmern Gehäuse, Röhren, Panzer, Deckelbildungen, welche uns die ungeheure Variabilität der Schutzanpassungen vor Augen führen. Einige Abbildungen werden uns das besser demonstrieren als viele Worte.

Abbildung 289 A zeigt uns bei Ophiodes mirabilis, einem Hydroidpolypen, die kurzen Kelchröhren, in welche der Polyp sich nur unvollkommen zurückziehen kann. Die vier anderen Abbildungen (Abb. 288 und Abb. 289 B—D) demonstrieren uns im Gegensatz hiezu, welch verschiedene mechanische Lösungen das Bedürfnis, den Polypenkelch, in den sich der Polyp vollkommen zurückziehen kann, mit einem Deckel zu verschließen, gefunden hat. Solche Röhren und Deckel treten uns auch bei den Röhrenwürmern entgegen, wie die Abbildungen zeigen, welche dem Kapitel über die festsitzenden Tiere beigefügt sind. Ich verweise auf die Bilder, welche zahlreiche Beispiele auch für das hier von uns behandelte Gebiet enthalten. Die schützenden Schalen der Schnecken und Muscheln sowie diejenigen der Brachiopoden brauche ich in diesem Zusammenhang nur zu erwähnen. Ebenso den harten Chitinpanzer, den viele Krebse und unter den Insekten namentlich Käfer und Heuschrecken besitzen. Die starren Kalkpanzer der Stachelhäuter werden wir gleich in anderm Zusammenhang noch zu erörtern haben. Aber auch bei den Wirbeltieren finden wir ähnliche Schutzanpassungen in Gestalt von Knochenpanzern, wie sie uns z. B. als einheitliche Bildungen bei manchen Fischen, z. B. den sogenannten Kofferfischen, den Panzerwelsen und den vielen fossilen Panzerfischen entgegentreten. Mehr oder minder einheitliche Knochenpanzer finden wir auch bei fossilen und rezenten Amphibien und Reptilien. Unter den letzteren sei besonders auf Krokodile und Schildkröten hingewiesen. Bei den übrigen Reptilien ist ähnlich wie bei den Fischen der Körper von einem Schuppenkleid überzogen, welches mit der Festigkeit eine hohe Beweglichkeit vereinigt. Solche bewegliche Panzerkleider sind auch bei einigen Säugetieren ausgebildet, so bei den Schuppentieren und bei den Gürteltieren. Nicht selten ist die Wirkung des Panzerkleides noch dadurch gesteigert, daß es mit zahlreichen Dornen und Stacheln bedeckt ist. Stachelkleider, teils in Verbindung mit Panzer, teils ohne solche, finden wir im ganzen Tierreich vertreten. Schon bei den Foraminiferen (Abb. 290) und Radiolarien treten sie uns entgegen. Wir finden sie wieder bei den See-

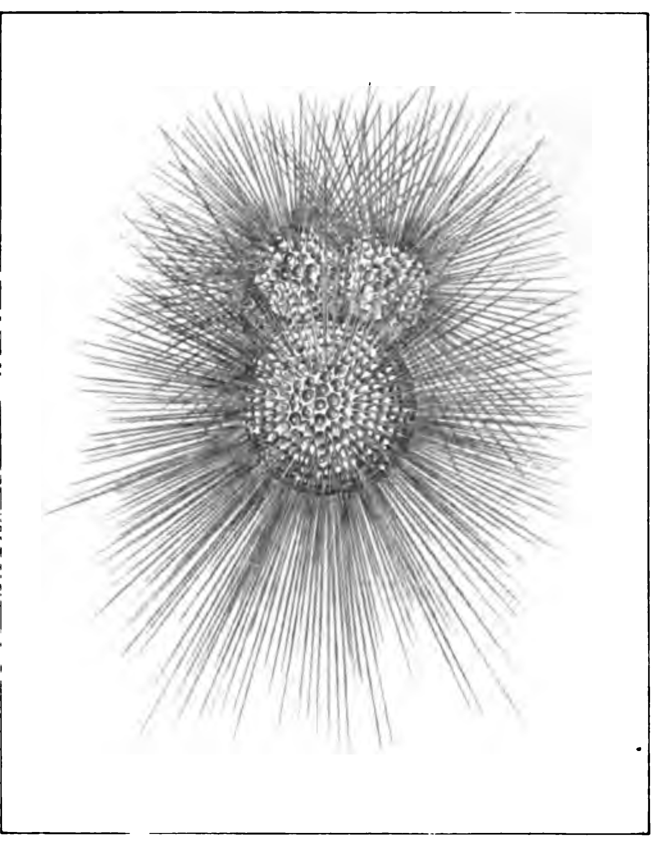


Abb. 290. Globigerina bulloides d'Orb. Aus Steuer, Planktonkunde. Nach Zacharias.

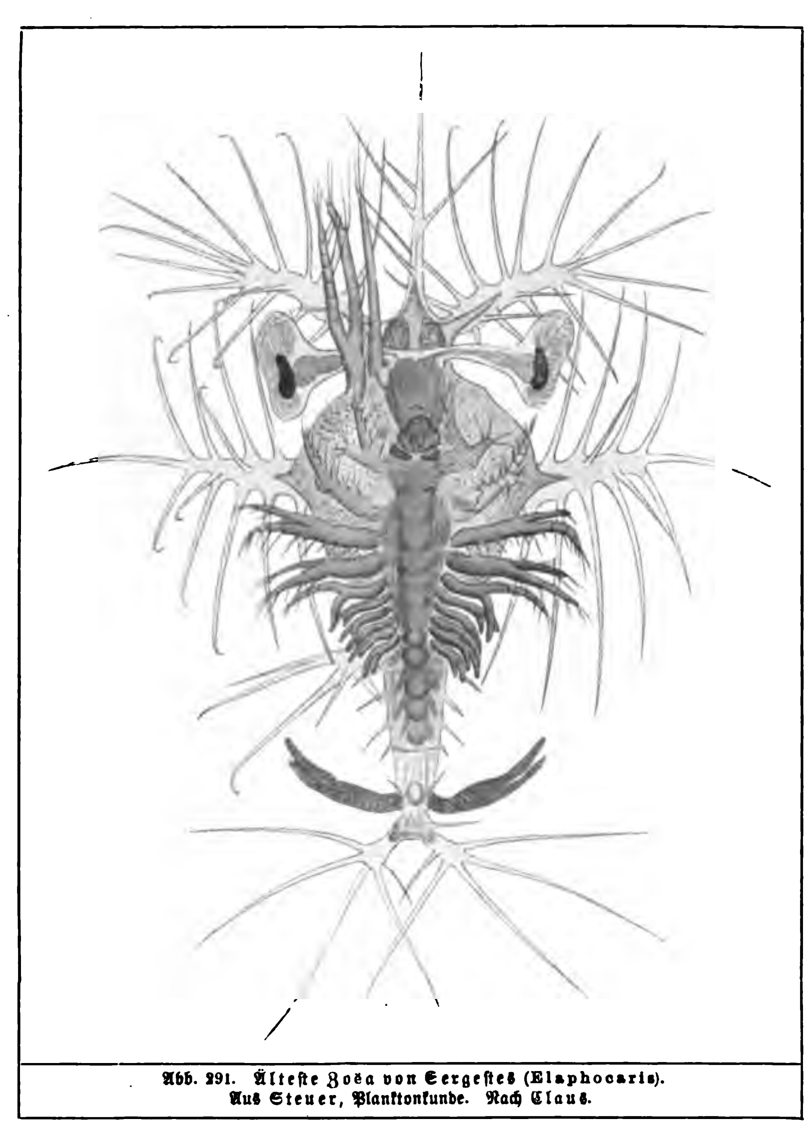


Abb. 291. Älteste Zoëa von Sergestes (Elaphocaris).
Aus Steuer, Planktonkunde. Nach Claus.

igeln und überhaupt auch sonst bei den Echinodermen. Bei marinen Anneliden, wie z. B. der eigenartigen Aphrodite, setzen die Borsten ein für den Schutz des Tieres wichtiges Stachelkleid zusammen. Die Schalen der Schnecken und Muscheln sind oft auf ihrer Oberfläche in Stacheln verlängert, die eine Reihe von Verfolgern von dem Tier fernhalten müssen. Ebenso werden die auf dem Panzer stehenden Stacheln vieler mariner Krebse und vor allen Dingen von deren Jugendstadien als Schutzanpassung in Betracht kommen (Abb. 291, 293, 294). Denn manches Raubtier, welches den ganzen Krebs ohne weiteres verschlucken könnte, wird durch das Stachelkleid desselben verhindert werden, den schmerzhaften Bissen ins Maul zu nehmen. Stachelkleider und vereinzelte Stacheln treten uns auch bei den Fischen in mannigfacher Ausbildung entgegen. Der sogenannte Igelfisch (Diodon) verdankt dem seinen Körper bedeckenden Stachelwald seinen Namen. Wie bei andern Stachelträgern kommt seine spitzige Wehr nur dann zur vollen Geltung, wenn sie aufgerichtet wird, so daß die Dornen nach allen Seiten vom Körper abstehen. Es wird dies dadurch erreicht, daß der Fisch sich mit Luft aufbläst, die er in eine kropfartige Darmerweiterung einpumpt. Das hat zur Folge, daß der kugelartig aufgetriebene Körper seine normale Lage im Wasser nicht beibehalten kann, sondern mit dem Bauch nach oben schwimmt (Abb. 292). Sehr viele der stachelbedeckten Tiere können mit Hilfe von besonderen Einrichtungen ihre Stacheln aufrichten und nach verschiedenen Seiten bewegen. Will man einen der langstacheligen Seeigel aus der Gattung Diadema dem Felsen- oder Korallenloch entnehmen, in welchem er sich festgesetzt hat, so beugen sich die Stacheln wie ein Lanzenwald

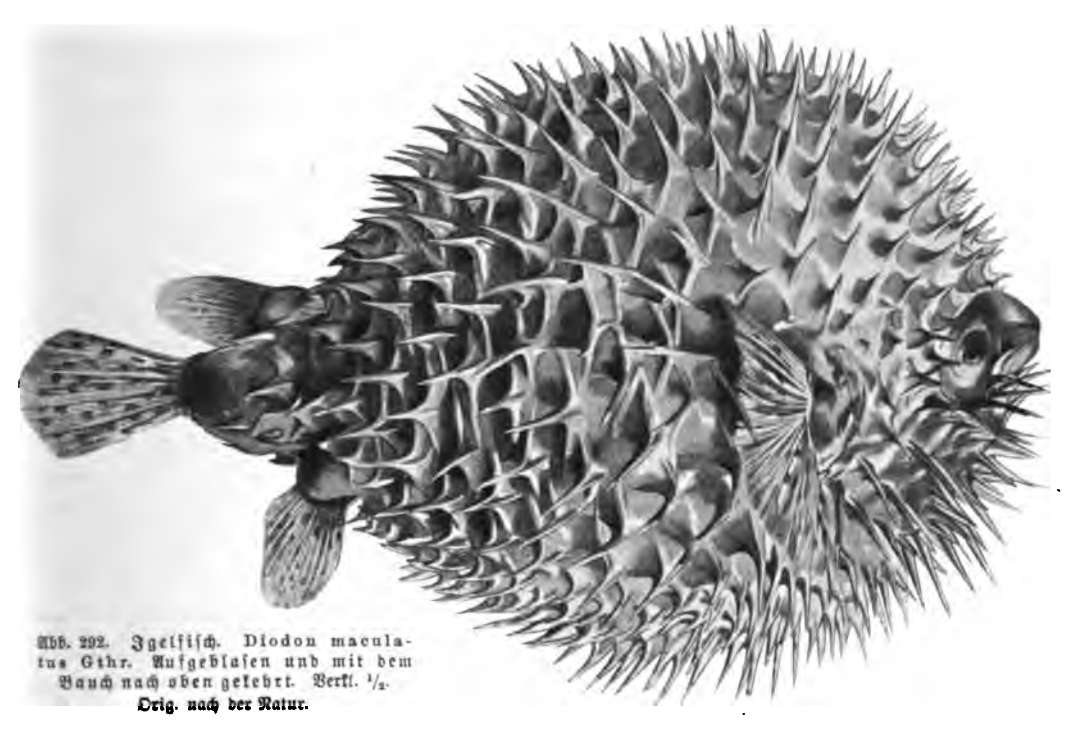


Abb. 292. Igelfisch. Diodon maculatus Gthr. Aufgeblasen und mit dem Bauch nach oben gekehrt. Verkl. 1/2. Orig. nach der Natur.

dem Angreifer entgegen. Ebenso ist ja wohlbekannt, daß die Beweglichkeit des Stachelkleids bei Ameisenigeln (Echidna hystrix), den gewöhnlichen Igeln, den Stachelschweinen und den andern stacheltragenden Nagern dessen Schutzwirkung ganz bedeutend erhöht. Schon

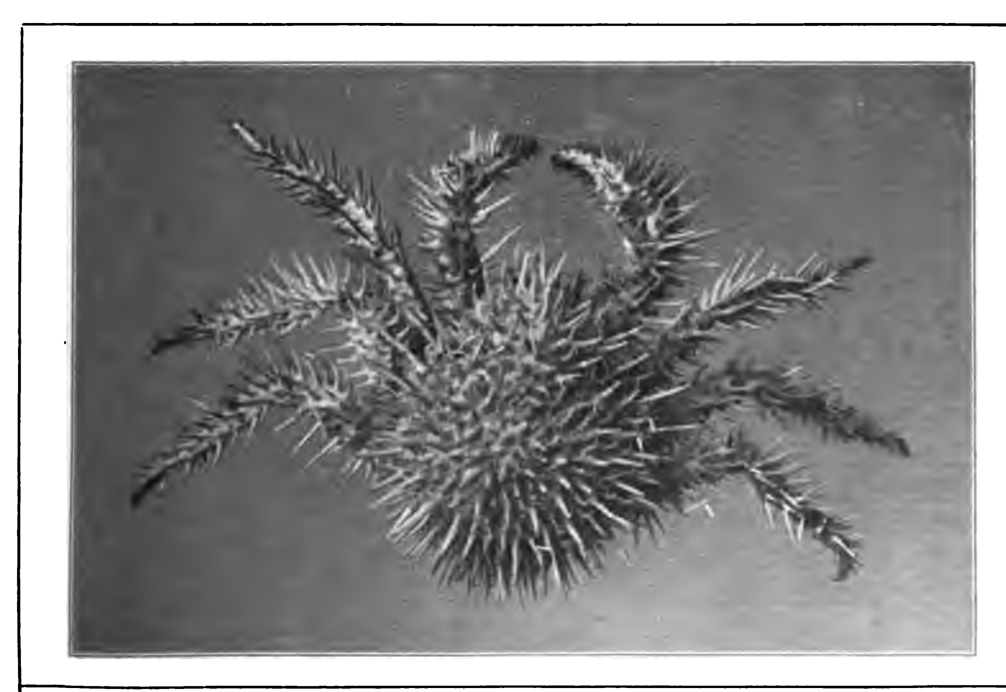


Abb. 293. Acantholithus hystrix d. H. Stachelkrabbe, Teufelskrabbe der Japaner. Körper bis 25 cm Länge. Aus Doflein, Ostasienfahrt



Abb. 294. Ibacus ciliatus v. Sieb. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

wiederholt hatten wir Gelegenheit, auch auf Reptilien hinzuweisen, deren Körper mit Stacheln bedeckt ist. Ich erinnere nur an den Moloch, an Phrynosoma, sowie an Arten wie Zonurus usw. Einige besondere Bemerkungen verdienen die Stachelbildungen, welche einzeln oder in kleinen Gruppen am Körper der Fische vorkommen. Wir finden sie sowohl bei Haien als auch bei Knochenfischen. Manche von ihnen sind fest verbunden mit größeren Knochen, wie z. B. gewisse Stacheln am Kopf oder am Rande des Kiemendeckels von Stachelflossern. Bei vielen Formen sind die Stacheln, besonders solche der Rücken- und Brustflossen, aufrichtbar und können durch besondere Sperrgelenke festgestellt werden. Wenn das Tier rasch vorwärts schwimmt oder zwischen Pflanzen und anderen Gegenständen sich hindurch windet, so würde ein hoch emporragender Stachel ein Bewegungshindernis darstellen. Bei diesen Bewegungen sind daher die Stacheln umgelegt. Naht aber eine Gefahr, so können sie aufgerichtet und ohne Kraftaufwand in der aufgerichteten Stellung erhalten werden. Es ist nämlich das innere Ende des zum Stachel umgebildeten Flossenstrahls in eine bogenförmige Gelenkfläche von kleinem Radius umgebildet, welche in einer Rinne des darunter liegenden Knochens gleitet. Ein besonderer Muskel legt den Stachel nieder, während der Druck wider den Stachel ihn um so fester in seiner aufgerichteten Stellung erhält. Solche Stacheln kommen vor bei Stichlingen, Skorpänen, Triglen und vielen andern Fischen. Wir werden weiter unten davon zu berichten haben, daß ihre Wirksamkeit manchmal noch sehr durch die Mitwirkung einer Giftdrüse gesteigert wird.

Wie wir schon bei den stachelbedeckten Tieren erwähnt haben, wird die Schutzwirkung der betreffenden Anpassung durch bestimmte Bewegungen oder Gewohnheiten des Tieres bedeutend erhöht. Das ist besonders bei solchen Tieren der Fall, bei denen nur ein Teil des Körpers durch Panzerung geschützt ist. Vor allen Dingen diejenigen Formen, bei denen der Kopf, die Extremitäten oder die Bauchseite ungeschützt sind, vermögen durch besondere Bewegungen die ungeschützten Teile unter den geschützten zu verbergen. So ziehen die Schildkröten Kopf, Beine und Schwanz unter die schützende Schale zurück, wobei bekanntlich eine Gruppe den Kopf in grader Richtung unter S-förmiger Krümmung des Halses zurückzieht



Abb. 295. Das dreigürtlige Gürteltier Tolypeutes tricinctus Linn.
In der Bewegung und in seinem Panzer zusammengerollt.

(Cryptodira), während die andere ihn seitlich unter den Panzer klappt (Pleurodira). Sehr verbreitet ist bei den Tieren die Gewohnheit des Zusammenrollens. Unter den Krebsen viele Landasseln, und die ausgestorbenen Trilobiten, die Juliden und Glomeriden unter den Tausendfüßlern, viele haarige Raupen, die auf dem Rücken gepanzerten Käferschnecken (Chitonen), aber auch fliegende Insekten, wie die buntglänzenden Goldwespen (Chrysiden), rollen bei Bedrohung ihren Körper möglichst eng zusammen. Unter den Säugetieren sind die Igel und Gürteltiere besonders interessante Beispiele für diese Fähigkeit. Um den ganzen Rücken läuft bei den Igeln ein zirkulärer Hautmuskel, dessen ringförmige Kontraktion die mit Stacheln bedeckte Hautpartie wie eine Haube um den sich abkugelnden Körper zieht. Zu gleicher Zeit wird das Stachelkleid aufgerichtet, so daß die Stachelspitzen nach allen Seiten von dem ballförmigen Körper abstehen. Bei den Gürteltieren ist beim Zusammenrollen ein verschieden weitgehender Schutz bei den verschiedenen Arten erreicht. Am ausgiebigsten ist er bei dem dreigürteligen Gürteltier (Tolypeutes tricinctus L.). Bei ihm fügen sich die einzelnen Teile des Panzers so zusammen, daß eine einheitliche feste Schale entsteht, wenn das Tier sich zusammenrollt; es liegt dann die gepanzerte Oberfläche des Kopfes und Schwanzes in bestimmten Ausschnitten der übrigen Körperpanzerung (Abb. 295).



Abb. 296. Larvengehäuse von Glyphotaelius umgedreht. Vgl. Abb. 298. Vergr. 2/1.

Hatten wir bei diesen Beispielen es schon immer mit bestimmten Tätigkeiten der Tiere zu tun, welche die Schutzwirkung gewisser körperlicher Anpassung erst zur Geltung brachten, so ist dies in noch viel höherem Maße der Fall bei solchen Tieren, welche sich die von ihnen bewohnten Gehäuse oder sonstigen Schutzeinrichtungen selbst bauen oder sonstwie zurichten. Viele Protozoen und eine Anzahl von Cölenteraten bewohnen Gehäuse oder Röhren, welche sie sich selbst aus Fremdkörpern, also z. B. aus Sandkörnern, Steinchen, Schlammpartikeln, Diatomeen-

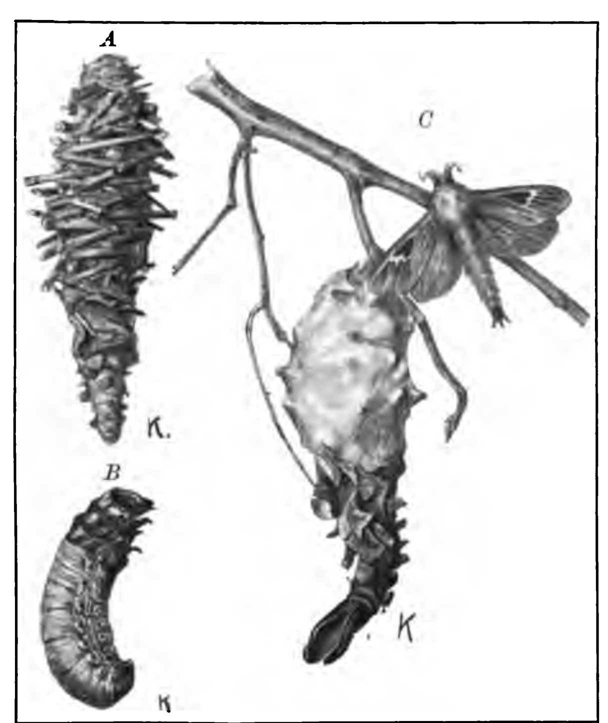


Abb. 297. Oeceticus platensis, Psychide aus Argentinien. *A* Raupengehäuse; *B* Weibchen, erwachsen, aus dem Gehäuse herausgenommen; *C* Männchen aus der aus dem Gehäusekokon hervorragenden Puppe eben ausgeschlüpft. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

schalen oder Gehäusen anderer Tiere zusammenkitten. Unter den Röhrenwürmern giebt es nicht nur Arten, welche aus Kalk oder aus organischen Substanzen bestehende Röhren abscheiden, sondern eine ganze Anzahl von Formen baut sich dieselben aus kleinen Fremdkörpern zusammen. So können denn solche Annelidenröhren ganz ähnlich aussehen wie jene merkwürdigen Gebilde, in denen die Larven und Weibchen der Schmetterlinge aus der Familie der Psychiden oder in denen die Larven der Köcherfliegen (Phryganideae) leben. Bei den Röhrenwürmern werden die Fremdkörperchen durch ein schleimartiges Sekret zusammengehalten, während es bei den Insekten Spinndrüsen sind, deren Produkt die Bautätigkeit ermöglicht. Es war von jeher ein Lieblingsstudium beobachtender Zoologen, die verschiedenen Gehäusekonstruktionen der Psychiden und der Phryganiden genauer zu untersuchen. Alle möglichen Materialien werden da zusammengetragen, um den zarten Körper der Larve mit einem schützenden Köcher zu umgeben. Kleine Holzstückchen, Pflanzenteile aller Art, Blätter, Steinchen, Schneckenschalen dienen als Baumaterial, ja neuerdings ist in den Kannen von Nepenthes, jener bekannten ostindischen insektenfressenden Pflanze, eine Psychidenraupe entdeckt worden, welche als Baumaterial für ihren Köcher die einzigen Hartsubstanzen verwendet, welche ihr in ihrem eigentümlichen Aufenthaltsort zur Verfügung stehen. Es sind dies die bei der Verdauung übrig gebliebenen Hartteile von der Pflanze gefressener Insekten. Der Köcher besteht also aus den Chitinteilen von Beinen, Fühlern und Flügeln anderer Insekten.



Abb. 298. Zwei Larven der Trichoptere Glyphotaelius pellucidus Retz. in ihren aus Blattstücken gebildeten Gehäusen am Boden eines mit Buchenblättern bedeckten Tümpels. Verkl. 2/3. Orig. nach der Natur.

Einige sehr bemerkenswerte Beispiele der Schutzanpassung liefern uns die höheren Crustaceen. Nicht nur, daß viele Krabben uns in ihren Ge-

wohnheiten sehr an die sich zusammenrollenden Igel und Gürteltiere erinnern, indem sie sich, wie z. B. die Schamkrabben, so zusammenklappen, daß alle weichen Teile ihres Körpers von den harten Gebilden des Panzers oder der mächtigen Scheren überdeckt werden. Viele solche Arten aus ganz verschiedenen Gruppen der Krabben sind sogar durch diese Form der Anpassung und durch die Art, wie sie sich zusammenklappen, untereinander auffallend ähnlich geworden. Davon geben die umstehenden Bilder einiger mit den Schamkrabben gar nicht näher verwandter Lithodiden gute Beispiele. Es sind diese Tiere nämlich viel näher mit den Paguriden, den Einsiedlerkrebsen verwandt, über deren eigentümliche Symbiosen wir früher S. 268 bereits näheres gehört haben. Wir haben damals gesehen, daß diese Tiere die Gewohnheit haben, leere Schneckenschalen als Schutz für ihren weichen Hinterleib aufzusuchen.

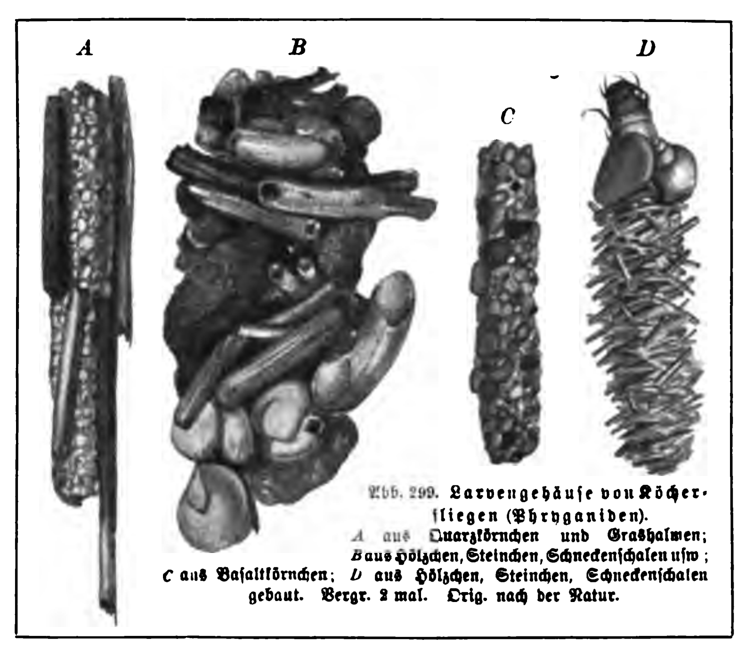


Abb. 299. Larvengehäuse von Köcherfliegen (Phryganiden).
A aus Quarzkörnchen und Grashalmen; *B* aus Hölzchen, Steinchen, Schneckenschalen usw; *C* aus Basaltkörnchen; *D* aus Hölzchen, Steinchen, Schneckenschalen gebaut. Vergr. 2 mal. Orig. nach der Natur.

Bei weitem nicht alle Formen leben nun in Symbiose mit einem Tier, welches sie aktiv verteidigt. Viele von ihnen sind vielmehr auf den Schutz angewiesen, den ihnen die Härte der von ihnen bewohnten Schneckenschale gewährt. Es ist sehr interessant, daß viele Formen entsprechend der spiraligen Aufwickelung der Schneckenschalen einen asymmetrisch gebildeten Hinterleib besitzen, dessen Hinterende mit den Extremitäten derart umgebildet ist, daß das Festhaften an der glatten Innenwand der Schneckenschale ermöglicht wird. Es gibt nun auch Formen, welche die gerade gestreckten Röhren von Dentalium, welche Felsenlöcher oder Bambusstücke bewohnen. Diese letzteren Formen, die man als

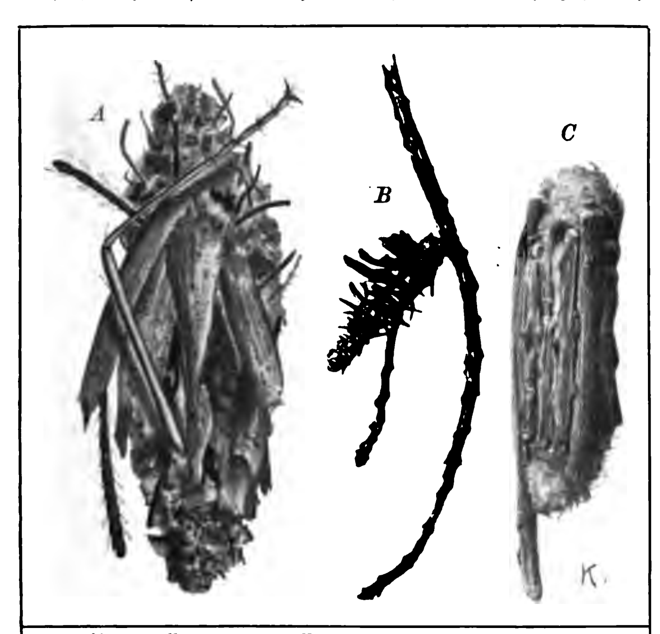


Abb. 300. Raupen- und Puppengehäuse von Psychiden.
A Nepenthophilus tigrinus Gthr. aus der Kanne von Nepenthes destillatoria. Vergr. 4 mal. Ceylon. *B* Einheimische Psychide an Ästchen hängend; *C* tropische Psychide aus Sumatra, verpuppt in der Hülle. *B* und *C* nat. Größe. Orig. nach der Natur.



Abb. 301. Krabben, deren Beine und weichen Teile unter dem Dach des Brustpanzers zurückgezogen werden und durch harte Panzergebilde geschützt sind. *A* Cryptolithodes expansus Miers; *B* Lopholithodes foraminatus Stimp. Verkl. 1/2. Orig.-Photographie nach der Natur.

die ursprünglicheren Paguriden betrachtet, weisen keine unsymmetrische Bildung des Hinterleibes auf. Bei den unsymmetrischen Formen ist vielfach die Ausbildung der Extremitäten, vor allem der großen Scherenfüße, auf beiden Seiten eine sehr verschiedene. Diese Scherenfüße werden nun bei vielen Formen zum Teil unter Heranziehung der benachbarten Schreitbeine zur Bildung eines Deckels, der den Wohnraum fest verschließt, verwandt. Vergleichen wir die Abbildung 302, welche eine mit ihrem am Schneckenkörper befindlichen Deckel verschlossene Schale einer Turbo-Art darstellt, mit den Abbil-

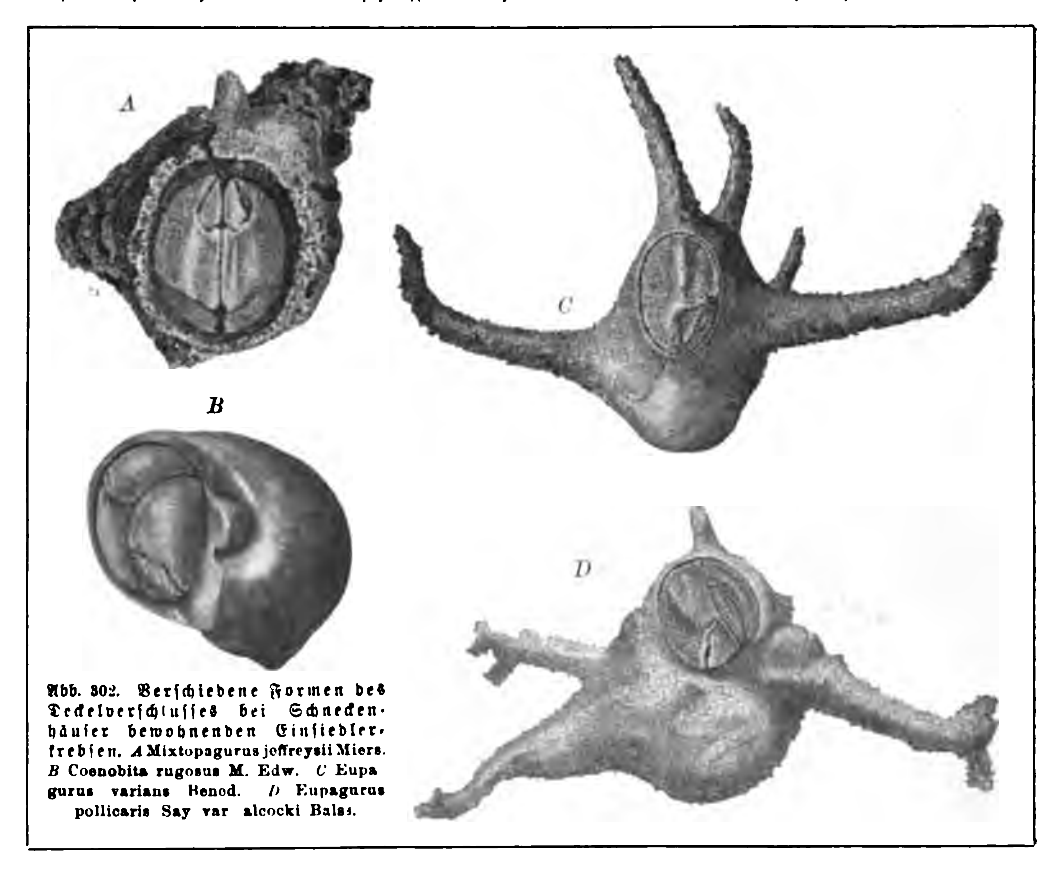


Abb. 302. Verschiedene Formen des Deckelverschlusses bei Schneckenhäuser bewohnenden Einsiedlerkrebsen. *A* Mixtopagurus jeffreysii Miers. *B* Coenobita rugosus M. Edw. *C* Eupagurus varians Benod. *D* Eupagurus pollicaris Say var alcocki Balss.

bungen 302 A—D, so fällt uns auf, in welch verblüffend übereinstimmender Weise mit ganz verschiedenen Mitteln das gleiche Resultat erreicht wird. Abb. 302 A zeigt uns einen Paguriden, welcher ein Felsstück bewohnt, und dessen symmetrisch ausgebildete Scherenfüße sich zu einem Deckel vereinigen. Abb. 302 C dagegen gibt uns ein Beispiel von einer Form, bei welcher der eine Scherenfuß mit seiner breiten, harten Außenfläche genügt, um den Verschlußdeckel zu bilden. Bei Eupagurus pollicaris Say, var. alcocki Balss dagegen treten noch Teile der nächst anschließenden Brustbeine mit der eigentümlich abgeschnittenen Schere zur Bildung des Deckels zusammen Abb. 302 D. Und ähnliches ist, wie Abb. 302 B zeigt, bei den Coenobita-Arten regelmäßig der Fall. Auch sonst bieten die Paguriden eine Menge von Beispielen von zum Teil äußerst raffinierter Schutzanpassung dar.



Abb. 303. Schnecke (Turbo rugosus L.), deren Schale durch einen kräftigen kreisrunden Deckel verschlossen ist. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Schon bei ihnen ist das Bewohnen der Schneckenschale nicht ausschließlich mechanischer Schutz, sondern es dient auch dazu, das Tier vor seinen Verfolgern zu verbergen. Unter den Crustaceen gibt es noch zahlreiche Beispiele von Formen, welche sich mit Hilfe von Fremdkörpern teils mechanisch schützen, teils verbergen. So ist die ganze Gruppe der Dromiiden und Dorippiden mit besonderen körperlichen Anpassungen zu diesem Zweck versehen. Die Wollkrabben oder Dromien sind ja seit langer Zeit dafür bekannt, daß sie mit den in eigenartiger Weise zu diesem Zweck umgebildeten letzten Brustgliedmaßen irgendeinen Gegenstand wie einen Schild über ihren Rücken halten. Bei der gewöhnlichen Dromia des Mittelmeeres ist es ein Schwamm, manchmal auch eine Ascidie, welche von dem Tier zu dem besagten Zweck verwendet wird. Die Gattung Hypoconcha hat am letzten Thorakalbein eine eigentümliche zangenförmige Bildung, welche grade um den Rand einer Muschel paßt

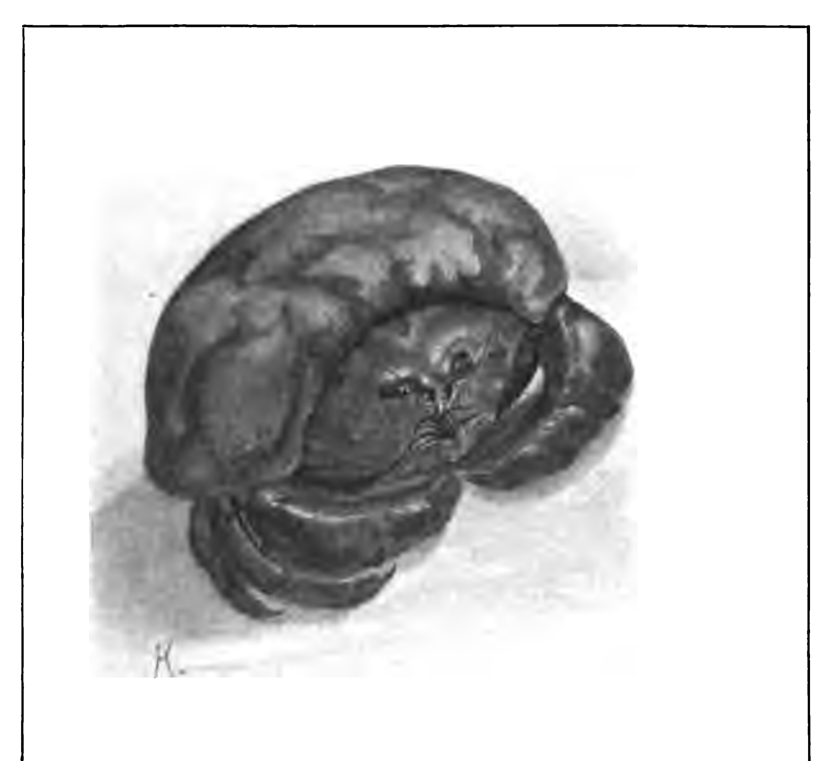


Abb. 304. Wollkrabbe (Dromia vulgaris M.-Edw.) mit einem Schwamm (Suberites domuncula L.) auf dem Rücken, der ihr als Schild dient. Verkl. 2/3. Orig. nach der Natur.



Abb. 305. Conchoocetos artificiosus (Fabr.).
Die Schildkrabbe, eine Schale einer Cardium-Art mit den umgebildeten Klauen des vierten Beinpaares über dem Rücken haltend. Nat. Größe. Orig. nach einem Exemplar aus Japan.

die der Gattung Cardium angehört. Man findet nun die Krabbe stets, wie das Abb. 305 zeigt, mit einer leeren Schale einer solchen Muschel, die sie wie ein Haus mit sich herumträgt.

An die Gehäusebildungen, wie wir sie vorhin für Röhrenwürmer, Psychiden und Phryganiden beschrieben haben, erinnern die eigenartigen Hüllen, die bei manchen Käferlarven gefunden werden. Bei den Gattungen Crioceris, Cryptocephalus, Clythra u. a. hüllen sich die Larven in ihren eigenen Kot ein. Bei dem Lilienkäfer (Lema merdigera) ist der schwarzgrüne Kot sogar besonders geeignet, um die feuerroten Larven weniger sichtbar zu machen. Bei anderen Formen, so z. B. bei den von Blattläusen sich ernährenden Larven von Chrysopa und anderen Neuropteren, ferner bei den Larven der Käfergattung Scymnus baut sich die Larve aus den leeren Häuten der ausgesaugten Blattläuse sowie aus dem von ihnen produzierten Wachs ein Gehäuse, das ihr Schutz gewährt (Abb. 306).



Abb. 306.
Larve von Chrysopa perla L. mit ihrer Hülle, die aus Häuten gefressener Blattläuse und deren Wachs besteht. Vergr. 8 mal. Orig. nach dem Leben.

Die vielfältigen Schutzanpassungen, die wir hier beschrieben haben, sind vor allem gegen die große Allgemeinheit der räuberischen Tiere gerichtet. Wie wir das schon bei den Anpassungen der Pflanzen besprochen haben, so müssen wir auch hier feststellen, daß sie gegen Spezialisten wirkungslos bleiben. Jede hoch entwickelte Anpassung eines Tieres wird durch körperliche Anpassungen, besondere Instinktbewegungen oder angenommene Gewohnheiten eines Gegners überboten. Man hat wohl ganz mit Recht darauf aufmerksam gemacht, daß das gewaltige Gebiß des fossilen tigerartigen Machairodus die Waffe war, mit welcher er die mächtige Panzerung der mit ihm gleichzeitig lebenden Riesengürteltiere (Glyptodonten) überbot. Die Schalen der kleineren Gürteltiere sowie die harte Kapsel, die den Körper einer Schildkröte umschließt, sind wirkungslos gegen einen Raubvogel, welcher das Tier hoch in die Luft trägt, um es herabfallen und auf einem Felsen zerschellen zu lassen. Bekannt, ja sogar Gegenstand der

Fabel ist die List des Fuchses, welcher den zusammengekugelten Igel vorsichtig zum Wasser rollt, um das nach Luft schnappende Opfer, wenn es in der Not seinen Panzer lockert, plötzlich zu erwürgen. (Vgl. Abb. 307.)

b) Schützende Anpassungen im feineren Bau der Tiere.

Wir haben seinerzeit bei der Besprechung der pflanzenfressenden Tiere erörtert, daß viele Pflanzen gegen Tierfraß durch die besondere Beschaffenheit ihrer Gewebe geschützt sind. Kalk und Kieselkörper und alle möglichen in die Zellen eingelagerten Substanzen zeigten sich als wirksamer Schutz gegen die Freßtätigkeit von Tieren, die bei der Nahrungsaufnahme nicht allzu wählerisch sind. Es liegt daher nahe, bei der histologischen Beschaffenheit mancher Tiere an ähnliche Zusammenhänge zu denken. Das ganze Gewebe der meisten Spongien ist von feinen Skelettelementen erfüllt, von denen wir wissen, daß sie eine wichtige Funktion als stützendes Skelett zu erfüllen haben. Wenn sie nun auch für den Tierkörper eine Bedeutung haben, die zunächst mit der Abwehr von Feinden nichts zu tun hat, und wenn für die Entstehung solcher Skelettelemente Ursachen in Betracht kommen, die wir nicht genau kennen und die ebenfalls mit Schutzanpassung zunächst nicht zusammenhängen, so müssen wir dennoch feststellen, daß die in den Geweben enthaltenen Stacheln die Schwämme gegen viele Tiere schützen. Das gleiche gilt von den Kalkkörpern, welche sich in dem Weichkörper der Horn-, Leder- und sonstigen Korallen (Abb. 308 bis 310) finden, ebenso dürfen wir dies für die Raphidien und Spiculae annehmen, welche bei Turbellarien und gewissen Schnecken, so den primitiven Neomenien und den Doriden, nachgewiesen worden sind. Etwas mehr über die schützende Wirkung von Kalkkörpern wissen wir bei dem Stamm der Echinodermen. Wir haben ja früher schon erwähnt, daß diese Tiere vielfach ein starres, aus großen Stücken oder Platten



Abb. 307. Fuchs am Wasser einen zusammengerollten Igel überlistend.

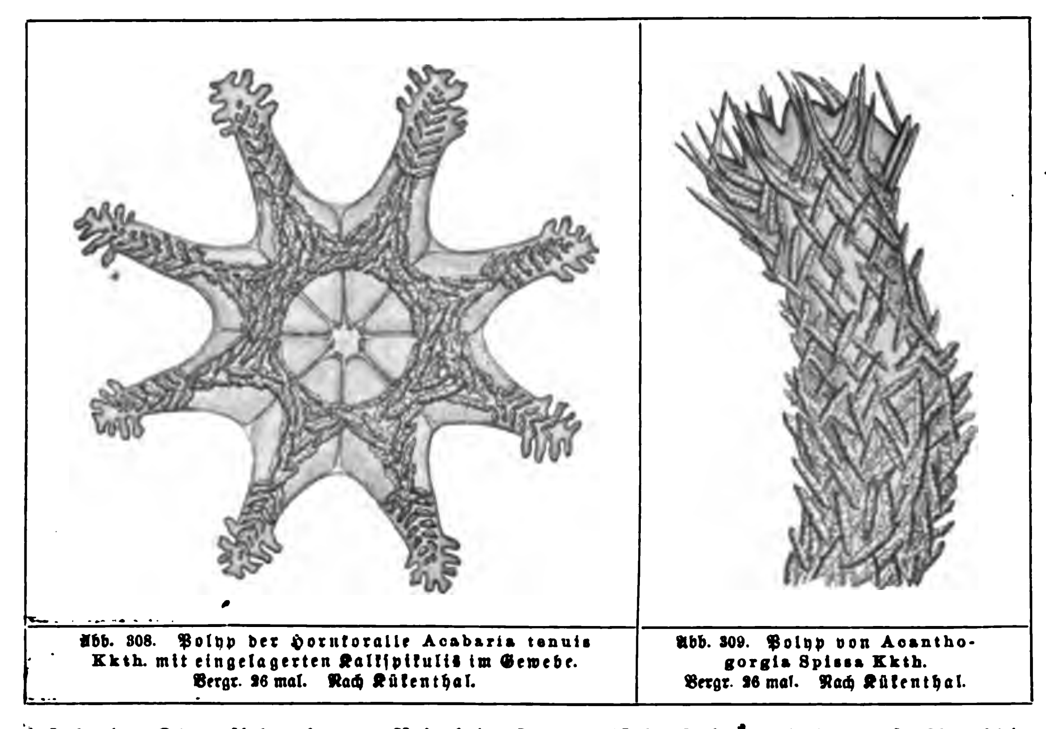


Abb. 308. Polyp der Hornkoralle Acabaria tenuis Kkth. mit eingelagerten Kalkspikulis im Gewebe. Vergr. 26 mal. Nach Kükenthal.

Abb. 309. Polyp von Acanthogorgia Spissa Kkth. Vergr. 26 mal. Nach Kükenthal.

bestehendes Körperskelett haben. Bei vielen Formen ist dasselbe durch eine große Anzahl in die Haut eingelagerter Kalkkörper von verschiedener Form ersetzt. So finden wir speziell bei den Seewalzen oder Holothurien die Haut vollkommen von eigentümlichen Kalkkörpern erfüllt, welche bald wie gitterförmig durchbrochene Plättchen, bald wie stachelige Anker aussehen (Abb. 311). Letztere kommen bei den Synapten vor, bei denen sie sicherlich eine wichtige Funktion bei der Fortbewegung des Tieres zu erfüllen haben, indem sie ihm das Anhaften an der Unterlage erleichtern. Es ist jedoch unzweifelhaft, daß bei den Holothurien wie bei den übrigen Echinodermen die Kalkeinlagerungen in der Haut einen wirksamen Schutz gegen viele Verfolger darstellen. Wir haben ja oben S. 127 davon gesprochen, daß man früher geneigt war, anzunehmen, daß die Echinodermen gar keine oder nur sehr wenige Verfolger hätten. Wir haben dort gesehen, daß es ihrer doch eine ganze Anzahl gibt. Die Ernährungsweise dieser Echinodermenfresser zeigt uns aber, daß sie in mehr oder minder hohem Grade Spezialisten sind und gerade, daß es an die Echinodermen besonders angepaßte Spezialisten gibt, weist uns darauf hin, daß sie gegen andere Tiere wirksam geschützt sind. Auch die Beobachtung hat gelehrt, daß sowohl die Echinodermen als auch die andern oben erwähnten, durch Einlagerungen in den Geweben geschützten Tiere von den Alles- und Wahlfressern gemieden werden. Es ist nun besonders interessant, einmal genauer zu untersuchen, mit welcher Art von Waffen jene Tiere, welche die geschützten Formen fressen, ihrer Beute Herr zu werden vermögen. Merkwürdigerweise sind es hauptsächlich Weichtiere, Schnecken, welche als „furchtbare Gegner" der geschützten Formen in Betracht kommen. Viele karnivore Schnecken ernähren sich von Echinodermen; zum Teil dieselben, zum Teil noch spezieller angepaßte Formen sind es, welche die hartgepanzerten Muscheln und andere, durch Kalkkörper geschützte Tiere fressen. Dabei bedienen sie sich ihres außerordentlich intensiv wirkenden säurehaltigen Speichels. Man bezeichnet daher neuerdings diese biologische Gruppe als die „Säureschnecken". Dieser Speichel hat zunächst auf viele Tiere eine

lähmende Wirkung, andererseits wirkt er auf den Kalk direkt auflösend oder doch zersetzend. Unter den Echinodermenfressern ist z. B. die Mittelmeerschnecke Dolium galea speziell von Semon genauer studiert worden. Er fand in ihrem Magen Reste von Holothurien, Bryozoen und Kalkschwämmen. Ebenso konnte er zeigen, daß Tritonium nodiferum große Seesterne (Asterias glacialis) und große Holothurien verschlang. Die Säure, welche bei diesen Schnecken im Sekret der Speicheldrüsen nachgewiesen worden ist, ist entweder eine Mineralsäure oder Asparaginsäure. Schon im Jahre 1854 wurde durch Troschel das Vorkommen einer starken freien Säure im Speichel von Dolium galea nachgewiesen. Er untersuchte damals die Schnecke in dem marmorbelegten Zimmer eines alten Palazzos an der sizilianischen Küste. Als die Schnecke, bei der Untersuchung gereizt, einen Strahl Speichel auf den Boden spritzte, bildete sich unter Aufbrausen eine Menge Schaum. Es zeigte dies, daß in dem Speichel eine Mineralsäure enthalten sein mußte, welche aus den Platten des Marmorfußbodens die Kohlensäure entwickelte. Und so ließ sich denn später zeigen, daß es wirklich erhebliche Mengen von freier Schwefel- und Salzsäure sind, die bei vielen Schnecken im Speichel vorkommen. Ich nenne einige Formen, bei denen ein Nachweis freier Säure im Speichel durchgeführt worden ist. Es sind dies außer der genannten Dolium galea z. B. Tritonium-, Murex-Arten sowie Arten von Cassis, Cassidaria, ferner Aplysia, Pleurobranchaea, Pleurobranchus u. a. Die Wirkung der Schwefel- und Salzsäure ist nicht eine absolut auflösende. Der Kalk wird brüchig und bröckelig und bildet eine leicht zu zerkleinernde Masse. Der Kot solcher Formen enthält eine große Menge von breiiger Kalkmasse. Bei einigen dieser Schnecken, so z. B. bei Tritonium nodosum, andern Tritonium-Arten und Cassis sulcosa findet sich statt der Mineralsäure Asparaginsäure, welche mit dem Kalk eine lösliche Verbindung bildet und daher für die Echinodermenfresser noch vorteilhafter ist als die Mineralsäure. Die Quantitäten freier Schwefelsäure, welche sich bei Dolium galea im Speichel finden, können 4% übersteigen.



Abb. 310. Polyp der Lederkoralle Nidalia macrospina, mit starken Kalkstrahlen im Gewebe. Vergr. 8mal. Nach Kükenthal.

Die Säure dient manchen Säureschnecken auch zur Durchbohrung von solid gebauten Kalkpanzern und -schalen, z. B. bei Muscheln und Schnecken (vgl. S. 130 Abb. 77). Vor allem übt sie aber vielfach eine lähmende Wirkung auf die Muskulatur der Opfer aus.

Durch ähnliche Anpassungen sind offenbar zahlreiche andere Schneckenarten zu Spongien fressenden Spezialisten geworden. Auf marinen Schwämmen findet man oft Nacktschnecken, deren Farbe schon verrät, daß sie sich von dem Körper der Schwämme ernähren. Die Süßwasserschnecke Neritina fluviatilis zeigt nach Simroth oft den Darm von den Nadeln von Süßwasserschwämmen (Spongillen) erfüllt.

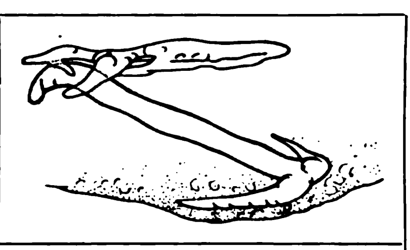


Abb. 311. Kalkkörper in der Haut der Seewalze Synapta bergensis Oest. Stark vergr. Nach Becher.

Von den Einlagerungen von Hartgebilden in der Haut führen mannigfache Übergänge zur Entstehung der starren aus Kalk und Knochen oder Chitin gebildeten Panzer, die wir im vorigen Abschnitt besprochen haben. Es brauchen aber die Produkte der Gewebe an der Oberfläche des Tierkörpers durchaus nicht hart zu sein, um eine schützende Wirkung auszuüben. Wir sehen vielmehr, daß bei vielen Tieren die Ausscheidung sogar von Schleim oder Gallerte sich

als sehr wirksam gegen Feinde erweist. Nicht wenige Seetiere scheiden, wenn sie gereizt werden, durch Hautdrüsen große Quantitäten von Schleim aus. Dieser umgibt sie oft als schützende Schicht, die vielfach im Wasser dem Auge gar nicht sichtbar wird, da die Lichtbrechung und Farbe des Schleims von derjenigen des Wassers nicht abweicht. Aber allem Anschein nach macht die Schleimmasse einem Feind die Annäherung an den Tierkörper unmöglich oder doch unangenehm. So finden wir derartige Schleimproduktion sehr häufig bei Würmern. Ich will als Beispiele nur die Gephyreen und unter den Borstenwürmern Formen wie Arenicola und Phyllodoce mucosa anführen. Sehr verbreitet ist derartige Schleimproduktion bei Seesternen und besonders bei Schlangensternen. Am bekanntesten ist sie wohl bei den Schnecken, unter denen vor allem die Nudibranchier und die Landnacktschnecken (Limacidae) bei Gefährdung auffällige Massen von Schleim produzieren. Unter den Arthropoden seien die Peripatiden erwähnt, bei denen aber die Schleimproduktion schon mehr den Charakter einer aktiven Abwehrreaktion annimmt, wie wir deren im nächsten Abschnitt noch manche kennen lernen werden. Bei den Fischen schließlich macht die Schleimsekretion die Oberfläche des Körpers außerordentlich glatt, so daß die Tiere relativ leicht ihren Feinden entgleiten. Ein auffälliges Beispiel für den Nutzen des glattmachenden Schleims stellen z. B. die Aale dar.



Abb. 312. Cikade mit langen fadenförmigen Wachsanhängen am Hinterleib, Phenax variegata Ol. aus Brasilien. Vergr. 5/6 mal. Orig. nach der Natur.

Eine schützende Wirkung hat auch das aus Drüsen sezernierte Wachs, welches bei vielen Insekten, besonders bei Rhynchoten vorkommt. Es bildet bei Blattläusen und Zikaden oft dichte Büschel langer Fäden, die bei tropischen und subtropischen Fulgoriden und anderen Zikaden die Länge von 8—10 cm erreichen können und in dichten Büscheln vom Hinterleib abstehen (Abb. 312 u. 313). Wir werden später davon hören, daß solche Wachsproduktion ähnlich wie bei den Pflanzen ein wirksames Mittel gegen Austrocknung darstellen kann. Die klebrige Beschaffenheit des Wachses, welches die Mundteile sehr verschmieren würde, hält viele Verfolger von den durch dasselbe geschützten Tieren ab.



Abb. 313. Larve einer tropischen Cikadenart mit starker Wachsproduktion an den Hinterleibssegmenten. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

In der ganzen großen Gruppe der Cölenteraten ist ein besonderes Gewebselement als Verteidigungswaffe ausgebildet in Form der sogenannten Nesselkapseln. Wir haben sie früher schon als Angriffswaffen erwähnt, als welche sie wohl ihre Hauptrolle zu spielen haben. Wir haben uns aber ihre eingehendere Besprechung für dies Kapitel aufgehoben, da sie auch zu den wichtigsten Schutzwaffen ihrer Träger gehören. Die Nesselkapseln sind in den Zellen des Epithels eingelagerte, in der Regel ovale Gebilde, die von der Zelle selbst erzeugt

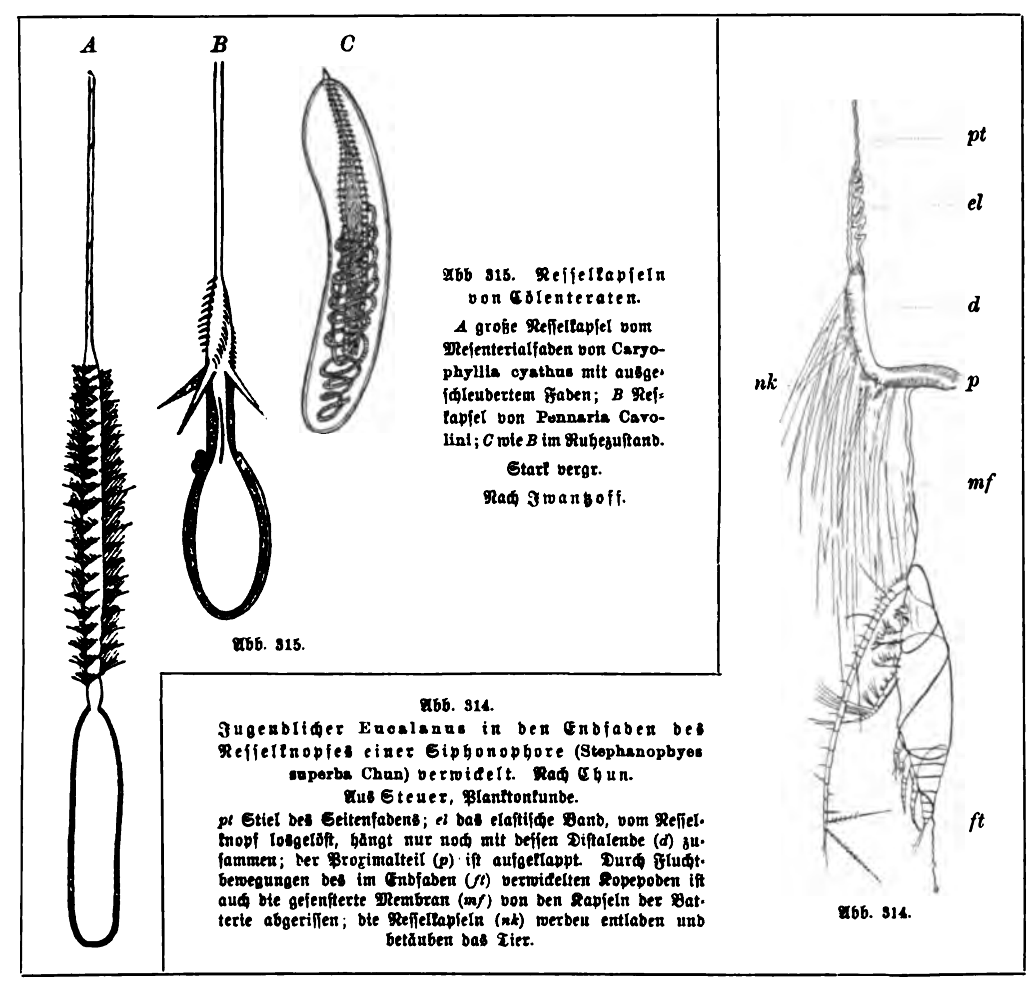


Abb 315. Nesselkapseln von Cölenteraten.

A große Nesselkapsel vom Mesenterialfaden von Caryophyllia cyathus mit ausgeschleudertem Faden; *B* Nesselkapsel von Pennaria Cavolini; *C* wie *B* im Ruhezustand.

Stark vergr.

Nach Iwanzoff.

Abb. 314.

Jugendlicher Eucalanus in den Endfaden des Nesselknopfes einer Siphonophore (Stephanopbyes superba Chun) verwickelt. Nach Chun.

Aus Steuer, Planktonkunde.

pt Stiel des Seitenfadens; *el* das elastische Band, vom Nesselknopf losgelöst, hängt nur noch mit dessen Distalende (*d*) zusammen; der Proximalteil (*p*) ist aufgeklappt. Durch Fluchtbewegungen des im Endfaden (*ft*) verwickelten Kopepoden ist auch die gefensterte Membran (*mf*) von den Kapseln der Batterie abgerissen; die Nesselkapseln (*nk*) werdeu entladen und betäuben das Tier.

werden. Untersucht man sie etwas genauer, so findet man in der ovalen Blase, die von Flüssigkeit erfüllt erscheint, einen spiral aufgewickelten Faden. Dieser wird in einer eigenartigen Weise auf Reiz ausgestoßen. Man erkennt dann, daß er einen feinen hohlen Schlauch darstellt, welcher nach Art eines Handschuhfingers nach innen eingestülpt war und nun beim Herausschnellen vollkommen umgestülpt worden ist. Der Faden ist an seinem basalen Ende dicker als am distalen. An der Basis zeigt er meist einige stachelartige Bildungen, welche bei manchen Nesselkapseln deren Wirkung ganz erheblich steigern. Die Reizung der Nesselkapsel kann sowohl chemisch als mechanisch erfolgen; besonders bei der mechanischen Reizung spielt ein feiner, härchenartiger Fortsatz der die Nesselkapsel einschließenden Zelle eine besondere Rolle. Auch erkennt man vielfach am distalen Ende der Nesselkapsel eine deckelähnliche Bildung. Die Berührung des härchenartigen Fortsatzes, des sogenannten Cnidocils, hat die Entladung der Nesselkapsel zur Folge. Die Entladung erfolgt unter Mitwirkung von Quellungserscheinungen; es ist nämlich im Innern der Nesselkapsel eine quellbare, gallertige Substanz enthalten; bei der Reizung des Cnidocils hebt sich das Deckelchen ab, oder es reißt sonstwie die Wand der Kapsel ein, welche dicht an der äußern Oberfläche der Zelle liegt. Das eindringende Wasser bringt den Inhalt der Kapsel zur Quellung, der Faden wird umgestülpt und ausgeschnellt, wobei er die 20 bis 40 fache Länge der Kapsel erreicht.

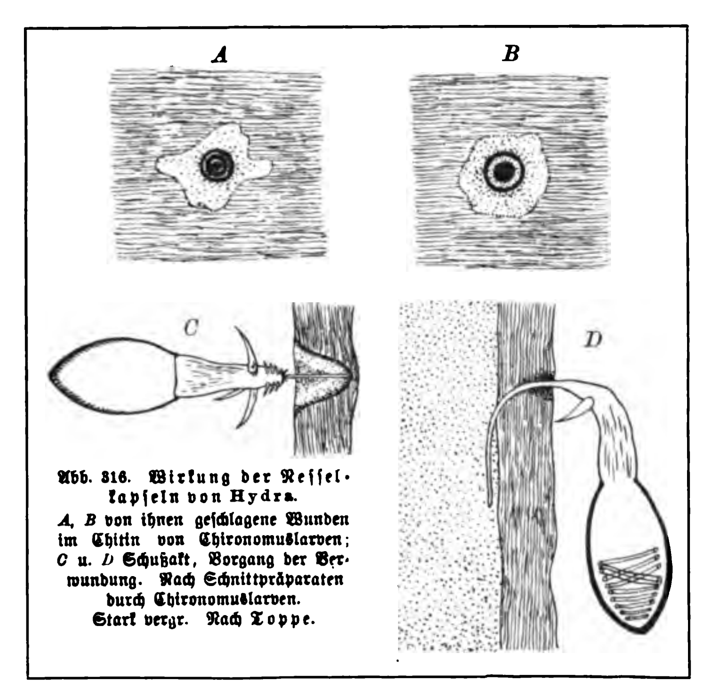


Abb. 316. Wirkung der Nesselkapseln von Hydra.
A, B von ihnen geschlagene Wunden im Chitin von Chironomuslarven; *C* u. *D* Schußakt, Vorgang der Verwundung. Nach Schnittpräparaten durch Chironomuslarven. Stark vergr. Nach Toppe.

Zuerst stülpt sich der Teil um, der die stilettartigen Spitzen trägt, welche sich in die Substanz der berührenden Fläche einbohren und damit für den Faden den Weg bahnen. Die Heftigkeit, mit der eine Nesselkapsel zur Explosion kommt, ist sehr erheblich und wird oft dadurch gesteigert, daß muskuläre Elemente an der Nesselkapsel in Tätigkeit treten. Wie auf einem Stiel sitzen die Nesselkapseln oft auf einem Muskelfaden, dessen Kontraktion auf den Reiz des Cnidocils die Kapsel in das Plasma der Zelle hineinzuziehen strebt, wodurch der Druck im Innern der Kapsel noch gesteigert wird. Andere Formen von Nesselkapseln sind mit Ringmuskeln versehen, die sie zusammenpressen. Oft werden Nesselkapseln bei der Entladung ganz aus dem Zellkörper ausgestoßen. Bei manchen Cölenteraten sitzen sie an elastischen Fäden fest, die am Grunde der Zellen befestigt sind. Im Ruhezustand sind die Fäden knäuelartig aufgewickelt; bei der Entladung der Nesselkapseln werden sie entrollt, ohne sich abzulösen, so daß die Nesselkapsel, und was sie gefangen hat, an einem elastischen „Lasso" hängt. Sehr interessant sind die Wirkungen der Nesselfäden auf die von dem Nesseltier verletzten anderen Tiere. Nach Toppe schlagen die Nesselfäden, nachdem die Stilette (oder wohl auch die bohrerartig in Spiralen angeordneten besonderen Strukturen der Fadenbasis) ihnen den Weg vorgebohrt haben, selbst durch hartes Chitin hindurch. So bringen z. B. die Nesselfäden von Hydra und Cordylophora eigenartige Verwundungen im Chitinpanzer von Krebschen und Insektenlarven hervor (vgl. Abb. 316 A—D). Andere Nesselkapseltypen schnellen Fäden hervor, welche sich um die feinen Fortsätze, Haare usw. ihrer Opfer herumschlingen. Jene Wunden im Chitin rühren aber nicht nur von der mechanischen Wirkung der Nesselfäden her; es muß eine chemische Wirkung hinzukommen, welche von der Gallerte ausgeht, welche das Innere der Nesselkapsel erfüllte, oder vielleicht

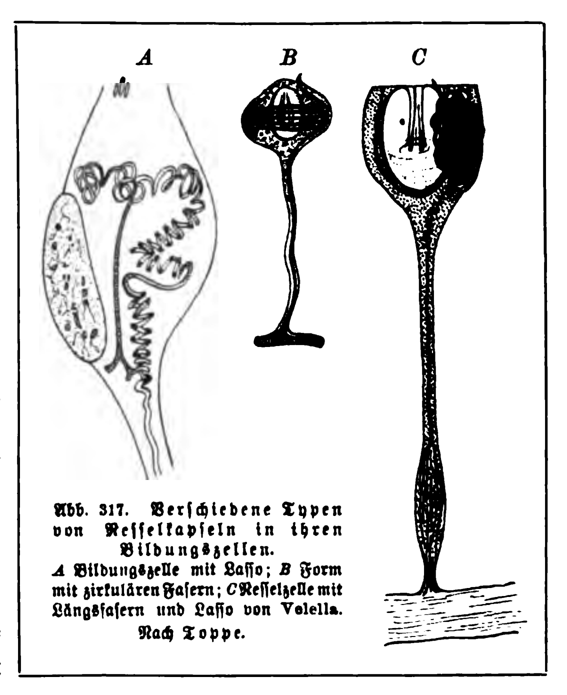


Abb. 317. Verschiedene Typen von Nesselkapseln in ihren Bildungszellen.
A Bildungszelle mit Lasso; *B* Form mit zirkulären Fasern; *C* Nesselzelle mit Längsfasern und Lasso von Velella. Nach Toppe.

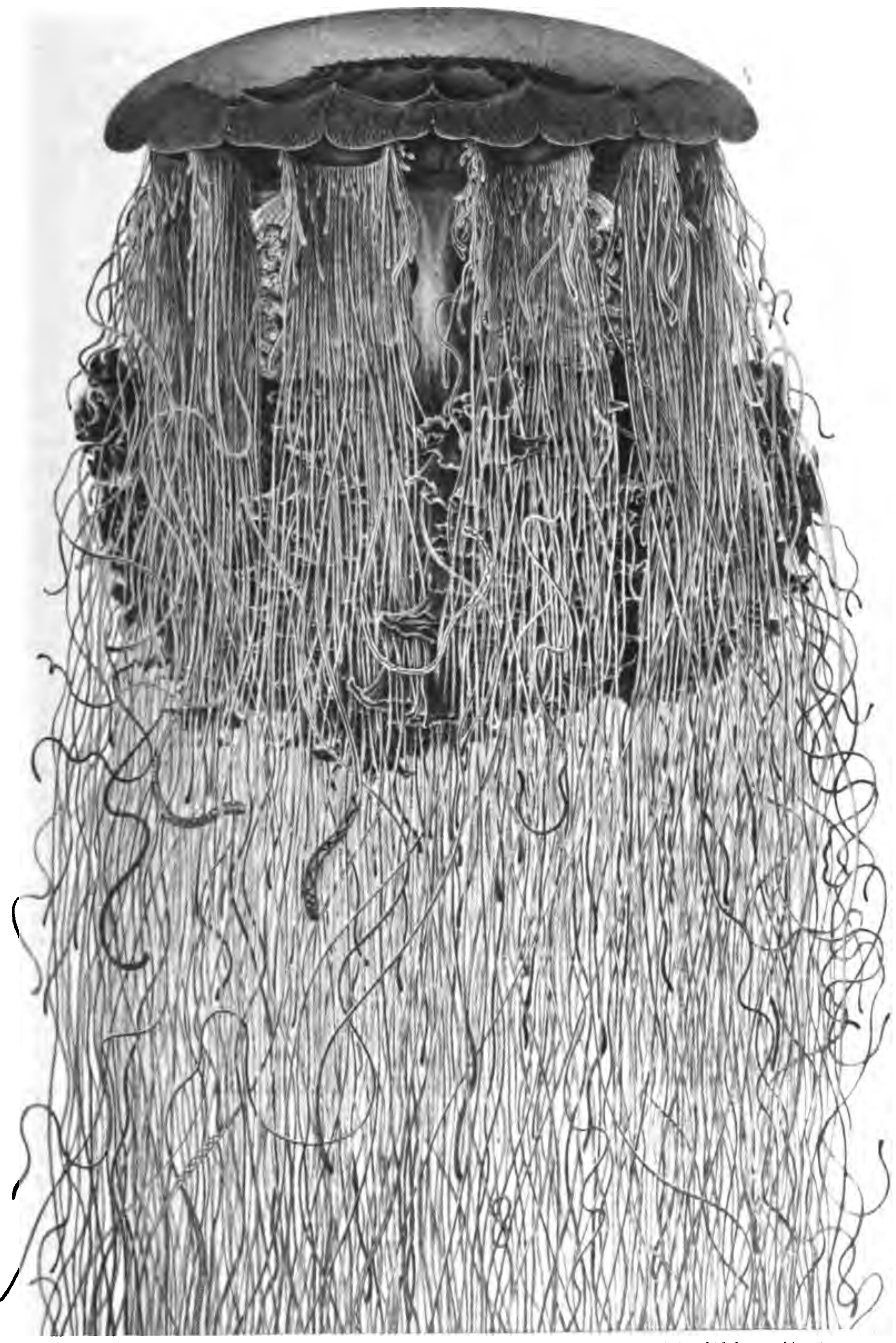


Abb. 318. Cyanea capillata L. (= C. arctica Pér. et Les.) ruhig an der Oberfläche treibend. Die prachtvollen, mit Nesselkapseln geladenen Tentakel dieser Meduse sind nur auf $1/3$ ihrer Ausdehnung dargestellt. Verkl. $1/6$. Nach Louis Agassiz.

eher von einer besonderen Masse, welche im hohlen Innern des umgestülpten Nesselfadens enthalten war. Diese Masse ist giftig und hat eine ätzende, nesselnde und jedenfalls auch lösende Wirkung. Wer am Meer einmal mit einer Meduse oder einem andern Cölenterat in Berührung gekommen ist, kennt das eigentümliche Jucken und Brennen der Haut, welches durch die lokalen Wirkungen der Nesselkapselsekrete bedingt wird.

Kleinere Tiere werden durch dieselben sofort gelähmt oder getötet, und wir haben früher schon erwähnt, daß sehr viele Cölenteraten ihre Nesselkapseln als Angriffswaffen zum Einfangen ihrer Beute benützen. Besonders bei denjenigen Formen, bei welchen große Massen von Nesselkapseln an bestimmten Stellen des Körpers in Gestalt von sogenannten Nesselbatterien angehäuft sind, ist die Wirkung derselben eine intensive. Wie wirksam sie sein kann, haben wir oben (S. 271) bei der Besprechung der mit Nesselkapseln besetzten Schleuderfäden oder Akontien symbiotischer Aktinien besprochen.

Am auffallendsten ist sie bei den großen Staatsquallen oder Siphonophoren, deren koloniale Vereinigungen eine Ausdehnung von Metern erreichen können und bei denen durch Arbeitsteilung besondere Wehrpolypen entstanden sind, die von Nesselbatterien starren. (vgl. Abb. 319). Bei den Physalien, der sogenannten portugiesischen Galeere z. B., scheint die Berührung mit Nesselbatterien nicht nur schwere Lähmung und eventuell im Anschluß daran den Tod durch Ertrinken bewirken zu können, sondern es hat die Vergiftung auch oft nachhaltige Folgen, indem die von der Qualle gebrannten Menschen mehr oder minder schwer an Entzündungen und Fieber erkranken. Die Schwammfischer und Taucher leiden infolge der häufigen Berührung mit den Giftstoffen der Cölenteraten an einer besonderen Krankheit, die schmerzhaft und sehr unangenehm ist.

Abb. 319. Physalia spec. aus der Sagamibai in Japan. Aus Steuer, Planktonkunde. Originalzeichnung von L. Müller-Mainz.

Die Nesselkapseln kommen bei den Cölenteraten in verschiedenen Größen und Formtypen beim gleichen Tier vor. Mit diesen Differenzen sind auch solche der Funktion verbunden, indem die einen Nesselkapseln eine intensivere Giftwirkung, die andern eine ausgiebigere Klebfähigkeit bzw. jene Einrichtungen zum Umschlingen der Beute aufweisen. So sind z. B. bei Hydra, dem Süßwasserpolypen, jene Nesselkapseln mit langen Cnidocilen versehen, also für größere Fernwirkung bestimmt, welche die umschlingenden Fäden abschießen, die kurzen Cnidocilen der mit den Stiletten sich einbohrenden Nesselgeschosse des anderen Typus erfordern eine nähere Berührung mit einer ausgedehnteren Oberfläche zu ihrer Entladung.

Außer bei Cölenteraten kommen Nesselkapseln als eigene Produkte des Tiers wohl nur bei gewissen Protozoen, den Myxosporidien, vor. Bei diesen dienen sie als Organe der Spore vorwiegend der Verbreitung ihrer Träger; über eine Giftwirkung ist nichts bekannt.

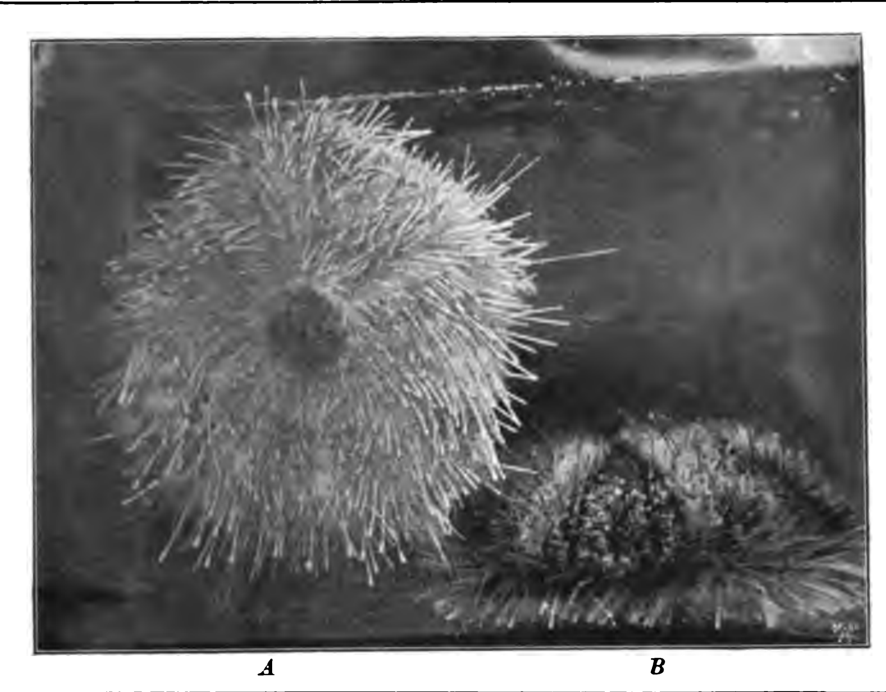


Abb. 320. Phormosoma hoplacantha W.-Th. Lederseeigel mit beweglichen Panzerplatten. *A* An der senkrechten Wand des Aquariums mit Hilfe der Ambulakralfüßchen kletternd; *B* am Boden des Aquariums auf den trichterförmigen Stacheln stelzend. Nat. Länge des Durchmessers bis zu 30 cm. Photographische Aufnahme nach dem Leben. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Die vereinzelten Vorkommnisse von Nesselkapseln bei anderen Protozoen, bei Turbellarien und bei Schnecken sind wohl stets darauf zurückzuführen, daß sie von den betreffenden Tieren bei der Nahrungsaufnahme in den Körper aufgenommen wurden, indem jene Cölenteraten fraßen. Zu welchen Komplikationen dies führen kann, wurde oben S. 125 ja schon erörtert.

Auch bei andern Tieren finden wir Giftproduktion in Partien der Haut zum Zwecke des Schutzes. Wir können hier z. B. auf die Giftzangen vieler Seeigel hinweisen. Wir werden unten die sogenannten Pedicellarien der Seeigel in ihrem Bau und ihren Funktionen etwas genauer zu schildern haben. Es genüge hier darauf hinzuweisen, daß manche von ihnen mit Giftdrüsen versehen sind, deren Ausführungsgang durch die Zangenspitzen nach außen führt.

Auch bei den irregulären Seeigeln kommen Pedicellarien vor. Über ihre Funktion als Verteidigungswaffe hat Hornyold neuerdings interessante Beobachtungen gemacht. Sie kommen in sehr verschiedener Zahl bei den einzelnen Seeigelindividuen vor, bei manchen Exemplaren sind es 60, bei anderen nur 3 bis 6. Sie können der Beobachtung nicht entgehen, da sie eine prächtige dunkelrote Farbe haben. Setzt man z. B. bei einem Echinocardium flavescens ein kleines Annelid in die Nähe der Pedicellarienregion, so fahren die Stacheln des Seeigels auseinander, die darunter gelegenen Pedicellarien kommen zum Vorschein, bewegen sich gegen den Wurm hin und öffnen sich. Diejenigen Pedicellarien, welche ihm nahe genug kommen, packen ihn der Reihe nach, wobei gleichzeitig aus ihren Köpfen reichlich eine rote Flüssigkeit ausfließt. Man kann dann sehen, daß es sich offenbar um ein heftig wirkendes Gift handelt, denn der Wurm führt krampfhafte Bewegungen aus und stirbt in wenigen Minuten. Dann lösen sich die Pedicellarien vom Seeigel ab und bleiben am Wurm haften. Genauere Untersuchung zeigt, daß sie regelmäßig an einer bestimmten Stelle

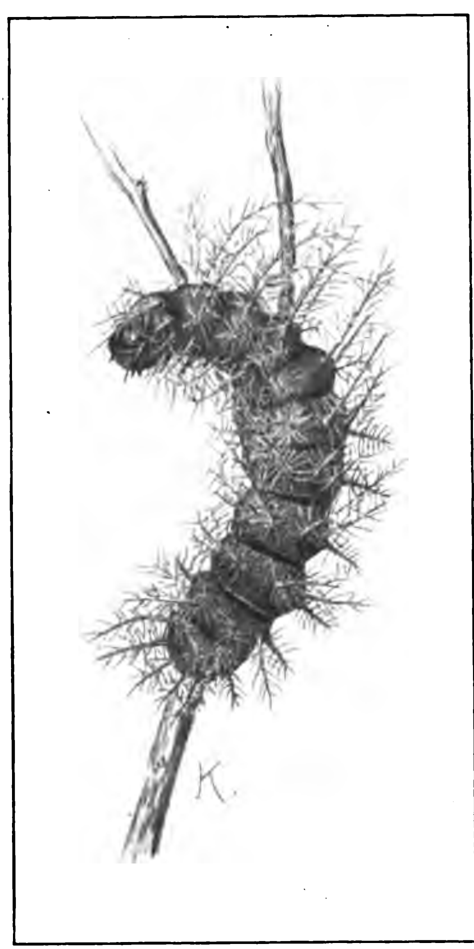


Abb. 321. Raupe mit von Brennhaaren bedeckten verzweigten Rückenfortsätzen. Saturnide (Hyperchiria sp.). Brasilien. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

an der Basis des Stieles abbrechen; kurz über der Gelenkstelle ist eine präformierte Durchbruchsebene. Die Autotomie[1]) ist wohl wie gewöhnlich durch einen Nervenreiz verursacht, da die Ablösung der Pedicellarien auch mechanisch herbeigeführt werden kann durch Berühren mit einer Nadel oder durch Anspritzen eines Wasserstrahls mit einer Pipette. Die sehr wechselnde Zahl von Pedicellarien, die man bei einem Individuum findet, ist also durch die Autotomie zu erklären sowie dadurch, daß die abgelösten Pedicellarien durch Regeneration wieder ersetzt werden.

Bei andern Seeigeln sind die Stacheln Träger eines Giftapparates. So ist bei den langstacheligen Diadematiden und bei den Echinothuriden unterhalb der leicht abbrechenden Spitze jedes Stachels ein giftgefüllter Hohlraum nachgewiesen worden. Der Stich mit einem solchen Stachel ist äußerst schmerzhaft und bringt langsam heilende Wunden hervor.

Giftstacheln und Gifthaare sind auch bei Insekten nicht selten. Besonders bekannt sind die Gifthaare der Raupen. Schon bei uns in den gemäßigten Klimaten gibt es Raupen, deren Haare bei Berührung sehr schmerzhafte Empfindungen zurücklassen. Als Beispiele möchte ich nur den Prozessionsspinner (Cnethocampa processionea) und seine Verwandten, ferner Liparis, dann viele Bärenraupen usw. anführen. Die „Giftraupen" sind teils Tiere mit langen einfachen Haaren, teils Formen mit merkwürdigen verästelten Rückenfortsätzen. Die Gift- oder Brennhaare sind meist hohle Haare, in deren Basis eine einzellige Giftdrüse einen Fortsatz entsendet. Oft sind sie fein skulptiert und mit Widerhaken versehen, nicht selten auch gegabelt, gefiedert oder verästelt. Die Wirkung der Brennhaare, welche in der Regel in ungenauer Weise auf Ameisensäure geschoben wird, ist zum Teil eine sehr intensive. Schon unsere einheimischen Raupen können sehr heftig brennen, aber noch viel unangenehmer ist die Wirkung der tropischen, zum Teil sehr großen Arten. Bezeichnend sind die Namen, welche die Eingeborenen der verschiedenen Gegenden diesen giftigen Raupen gegeben haben, indem sie sie als „falsches Feuer", „laufendes Feuer" u. dgl. benennen. Die Folge der Berührung solcher Raupen durch den Menschen ist starke Reizung der Haut, vor

Abb. 322. Catagramma sorana. Raupe mit Schreckfortsätzen und Brennhaaren.

1) Über diese wichtige Erscheinung finden sich weiter unten nähere Angaben.

allem Schleimhaut, Urticaria (Nesselsucht), eventuell Schwellung der Lymphdrüsen; es sind sogar Fälle von schwerer Erkrankung, besonders bei Vieh, das Haare des Prozessionsspinners mit dem Futter verschluckt hatte, ja sogar ein tödlicher Fall, beschrieben worden. Genauere Untersuchung hat gezeigt, daß die sorgfältig gereinigten und mit Äther extrahierten Haare z. B. des Prozessionsspinners trotz ihrer feinen Widerhaken in der Haut des Menschen keine Entzündung herbeiführen, während Extrakte der Haut sowie Blut und selbst Harn und Exkremente der Raupen eine starke Wirkung, die sich in Schwellung und Bläschenbildung äußert, zur Folge haben. Bei Orgyia leucostigma, der sog. Tussockmoth der Nordamerikaner, soll sogar das Gespinst und der Kokon empfindliches Brennen verursachen. Wenn auch Ameisensäure bei diesen und anderen Raupen eine gewisse Rolle spielen mag, so scheint es sich bei der Giftwirkung in der Hauptsache um einen dem Cantharidin ähnlichen Stoff zu handeln.

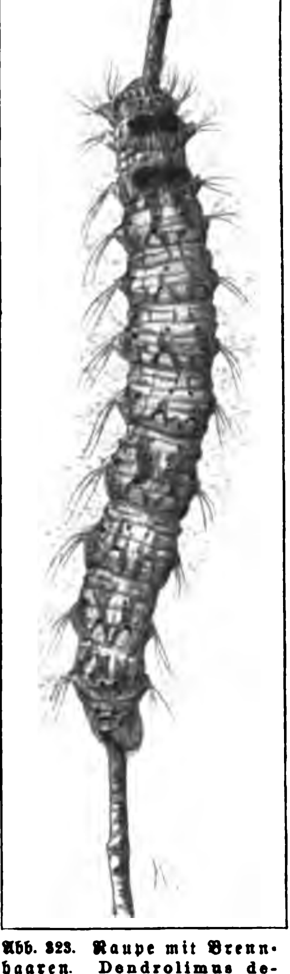


Abb. 323. Raupe mit Brennhaaren. Dendrolimus deruna Moore, Java. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

c) Chemische Schutzmittel.

Im letzten Abschnitt lernten wir im Zusammenhang mit besonderen Strukturen im feineren Bau der Tiere schon allerhand chemische Schutzstoffe, Gifte und dgl. kennen. Häufig finden wir nun solche Stoffe im ganzen Körper verbreitet oder in besonderen Organen an einzelnen Stellen desselben lokalisiert.

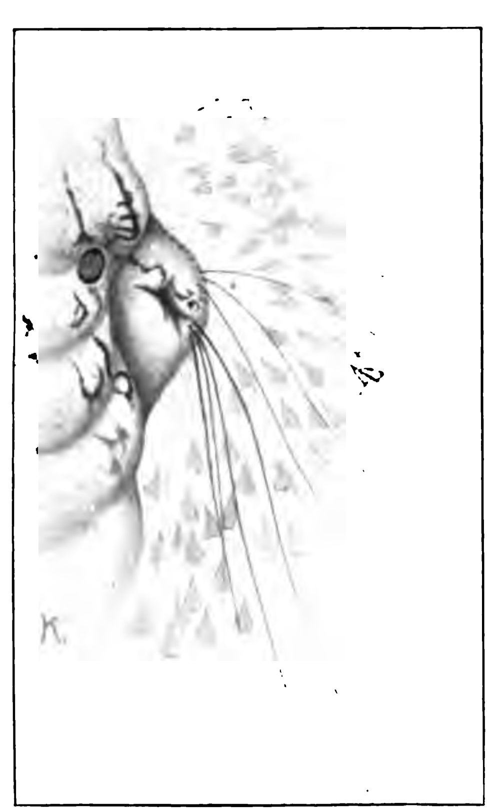


Abb. 324. Gruppe von Brennhaaren der Raupe von Dendrolimus deruna Moore, Java. Stark vergr. Orig. nach der Natur.

Schon bei den vorhin besprochenen Raupen hatte es sich gezeigt, daß die sie schützende giftige Substanz nicht auf die Körperoberfläche beschränkt war, sondern, daß sie im Blut und in den Geweben des ganzen Körpers sich nachweisen ließ. In einer ähnlichen Weise finden wir bei vielen Tieren, daß die Gewebe entweder dauernd oder doch während gewisser Zeiten des Lebens giftig sein können. So ist z. B. festgestellt worden, daß die von den Fischern am Mittelmeer sehr viel und gern genossenen Eierstöcke der Seeigel während der Laichzeit der Tiere giftig werden können. Ja, selbst bei unsern Regenwürmern findet man während der Fortpflan-

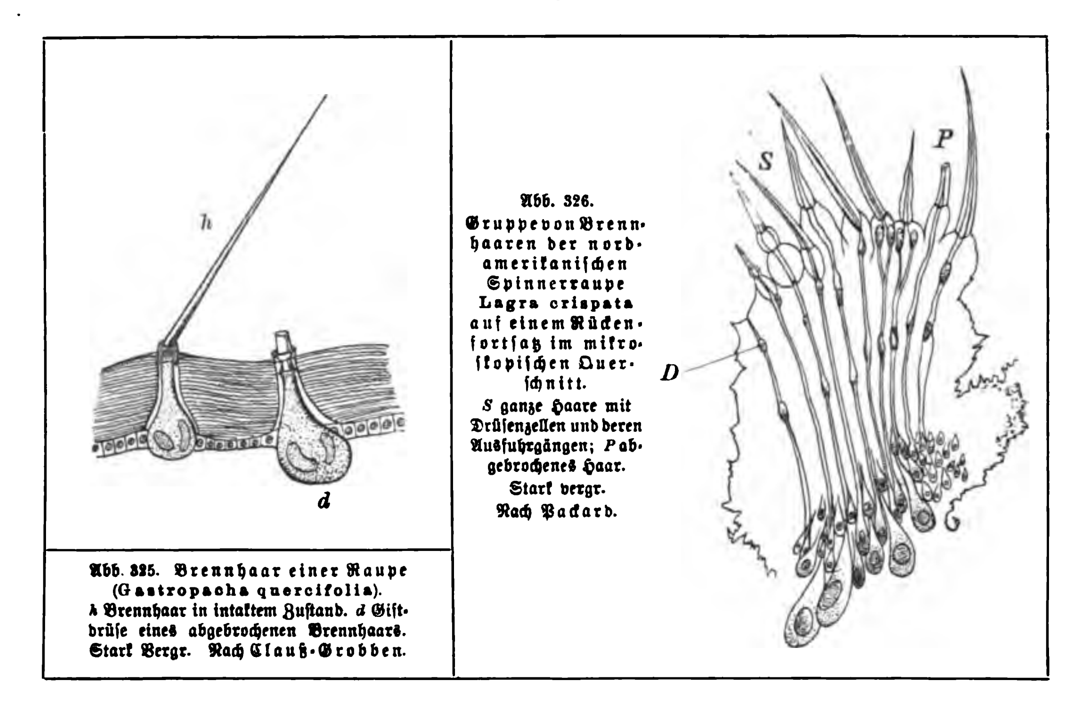


Abb. 325. Brennhaar einer Raupe (Gastropacha quercifolia). h Brennhaar in intaktem Zustand. d Giftdrüse eines abgebrochenen Brennhaars. Stark Vergr. Nach Clauß-Grobben.

Abb. 326. Gruppe von Brennhaaren der nordamerikanischen Spinnerraupe Lagra crispata auf einem Rückenfortsatz im mikroskopischen Querschnitt. *S* ganze Haare mit Drüsenzellen und deren Ausfuhrgängen; *P* abgebrochenes Haar. Stark vergr. Nach Packard.

zungszeit in den Geschlechtssegmenten einen giftigen Stoff, der manchmal ganze Bruten junger Enten tötet. Daß das Blut und die Gewebe mancher Insekten, vor allen Dingen von Käfern und Käferlarven giftig ist, ist eine bekannte Tatsache. In welcher Weise die betreffenden Insekten vielfach diese Giftwirkung zu ihrer Verteidigung ausnützen, darauf werden wir im nächsten Abschnitt noch einzugehen haben. Der verbreitetste dieser Giftstoffe ist das Kantharidin, jene Substanz, welche die Wirkung der sogenannten Blasenpflaster bedingt. Es ist vor allen Dingen im Blut der spanischen Fliege (Lytta vesicatoria) enthalten, kommt aber auch bei andern verwandten Käfern vor, so bei Mylabris- und Meloë-Arten. Seit alters her ist bei Natur- und Kulturvölkern die Giftigkeit des Kantharidins bekannt, und es wird dasselbe bzw. die Blutflüssigkeit des Käfers schon seit langem zu medizinischen Zwecken ausgenützt. Schon bei den alten Römern war es als Gift und als Medizin bekannt, und noch heute spielt es in Italien, aber auch in vielen andern Ländern, zur Bereitung von Liebestränken eine große Rolle.

Bei andern Käferarten treten zum Teil andere Gifte im Körper auf. So enthält der Körper eines südwestafrikanischen Käfers (Diamphidia locusta) ein sehr intensiv wirkendes, vielleicht zu den Toxalbuminen oder eher Glykosiden gehöriges Gift, welches von den Buschmännern als Pfeilgift verwendet wird, da es in den getrockneten Larven oft jahrelang seine Giftigkeit beibehält. Es ist dem Schlangengift sehr ähnlich.

Wahrscheinlich ein Gewebegift, welches wie die vorhin erwähnten auch an die Fortpflanzungsperiode seines Trägers gebunden ist, ist das sogenannte Mytilotoxin, das Gift der Miesmuscheln, welches besonders in den Sommermonaten auftritt und manchmal nur Ausschläge und Schwellungen, häufig aber schwere tödliche Vergiftung zur Folge hat. Ein ähnliches Gift kommt auch bei Fischen vor. So ist bei zahlreichen Fischarten in den Geschlechtsorganen ein Giftstoff nachgewiesen worden, der nur in den Geschlechtsorganen seinen Sitz hat, nach deren Entfernung der Fisch vollkommen genießbar ist. Ganz besonders bekannt ist die Giftwirkung des Rogens unserer Flußbarbe (Barbus fluviatilis L).

Die in den Tropen, besonders an Korallenriffen häufigen Gymnodonten, z. B. die Kugelfische und ähnliche Arten aus den Gattungen Tetrodon und Diodon, sind sehr giftig. Besonders in Japan hat man die Wirkungen und die Natur des sogenannten Fugugiftes genauer untersucht. Denn es kommen dort ziemlich häufig Erkrankungen nach Genuß von Tetrodon-Arten vor. Das Gift findet sich auch hier vor allem in den Geschlechtsorganen, besonders im Eierstock, doch auch in den Eingeweiden. Für die Tetrodon-Arten selbst ist das Fugugift unwirksam, während es auf Säugetiere starke Wirkung ausübt.

Im ganzen Organismus verbreitet ist das Gift der Aale und ihrer Verwandten aus der Familie der Muräniden. Vor allen Dingen zeigt es sich im Blut der Aale. Es ist ein Gift, welches in seiner Wirkung sehr an dasjenige der Schlangen erinnert.

Die von den Geweben produzierten chemischen Substanzen brauchen aber nicht giftig zu sein, um das Tier vor Verfolgern zu sichern. Bei den Pflanzen sind ja Gerbsäure, aromatische Öle und ähnliche Substanzen vielfach als Schutzmittel verbreitet. Und so finden wir denn auch bei den Tieren sehr häufig chemische Schutzstoffe, welche speziell auf die chemorezeptorischen Sinnesorgane, also auf Geruch und Geschmack ihrer Feinde wirken. Wir wollen die widerlichen Geschmacke und die unangenehmen Düfte hier gleichzeitig besprechen, wobei wir auch diejenigen Geschmacks- und Geruchsstoffe mit erörtern, welche durch besondere Apparate aus dem Körper ausgespritzt werden.

Unter den Cölenteraten wären die Siphonophoren zu erwähnen, von denen manche Arten bei Reizung einen stark riechenden, oft farbigen Saft von sich geben. Unter den Würmern haben manche Formen einen deutlich wahrnehmbaren unangenehmen Geruch, wie z. B. Aricia foetida; manche Regenwürmer produzieren aus Drüsen einen stark riechenden Saft. So soll eine australische Art sehr stark nach Kreosot riechen und von den Vögeln stets verschmäht werden. Nach dem Bericht der Vettern Sarasin spritzt der in Celebes vorkommende riesige Regenwurm Amyntas jampeanus Benh. bei Bedrohung aus den Rückenporen seines Hinterendes einen giftigen(?) Saft gut einen halben Meter weit. Unter den Mollusken produzieren zahlreiche Schnecken teils gefärbte und stark riechende oder schmeckende Säfte. Die pelagische Janthina läßt bei Reizung einen violetten Saft unter ihrem Mantel hervortreten. Die Arten von Purpura und Murex und andere Prosobranchier besitzen in der Mantelhöhle eine umfangreiche Drüse, aus der sie eine schleimige Substanz hervortreten lassen, die sich am Lichte blau und purpurn färbt und einen unangenehmen Geruch besitzt. Der Seehase (Aplysia) stößt eine opaleszierende Flüssigkeit aus, die stark aromatisch riecht, während andere Drüsen an seinem Körper einen purpurnen Saft hervorbringen.

Unter den Arthropoden sind besonders Insekten durch widrigen Geschmack und Geruch oft sehr ausgiebig geschützt. Die Foramina repugnatoria der Tausendfüßler haben wir früher (S. 182) schon erwähnt. Deren Sekret, welches bei Bedrohung oder Berührung hervortritt, ist ölig, übelriechend und enthält, z. B. bei Paradesmus gracilis, als Hauptbestandteil Blausäure. Der Abscheu, den viele Menschen gegen die Küchenschaben und die Ohrwürmer hegen, ist durch deren bekannten üblen Geruch bedingt. Das gleiche gilt für die Wanzen, deren ekelhafter Geruch Bettwanzen und Blatt- oder Beerenwanzen gemeinsam ist. Der Geruch wird bei diesen Tieren in den Drüsen produziert, die bei den Larven auf der Rückenseite, bei den erwachsenen Tieren auf der Bauchseite münden. Der Riechstoff wird nur bei Reizung ausgeschieden, teilt sich aber dann der Oberfläche des Körpers und den Gegenständen der Umgebung mit, so daß also z. B. Brombeeren oder Heidelbeeren, über welche Wanzen gekrochen sind, einen sehr unangenehmen Geschmack und Geruch besitzen können.

Heuschrecken und Käfer haben nicht selten ekelhaft riechende und schmeckende Körpersäfte. Vielfach ist der Sitz der widrigen Substanz bei ihnen das Blut. Bei Heuschrecken hat z. B. Vosseler beschrieben, daß manche Arten in der Gefahr aus ihren Gelenken Blut hervorspritzen. Bei der algerischen Eugaster guyoni tritt das Blut aus einem Porus an der Oberseite des Gelenks zwischen Coxa und Trochanter hervor. Ein besonderer Muskel öffnet im Augenblick der Gefahr den Porus. Das Tier nimmt eine Verteidigungsstellung gegen seinen Angreifer ein und spritzt ihm das Blut direkt entgegen, 40—50 cm weit. Solche Arten werden tatsächlich von Reptilien gemieden. Abschreckende Wirkung an den Gelenken hervortretenden Bluts ist auch von unsern Marienkäferchen (Coccinelliden), von Pimelien und Maiwürmern (Meloïden) bekannt. Stinkende Käfer sind ferner Lampyriden, Telephorus, viele Staphyliniden (z. B. Ocypus olens L.); ferner um einen exotischen Käfer als Beispiel zu nennen Mormolyce phyllodes, ein eigenartiger, flacher, brauner Käfer des malaiischen Archipels. Einen deutlich wahrnehmbaren Geruch haben auch die Chrysomeliden, so unter ihnen der rote Pappelkäfer (Lina populi), der Espenkäfer (Lina tremulae) und der Kartoffelkäfer. Die Larven von Agelastica geben einen starken Bittermandelgeruch von sich, der wie bei den Lina-Arten an Blausäure erinnern soll. Das Sekret, welches die Laufkäfer so z. B. den Goldlaufkäfer (Carabus auratus L.) und den schwarzen Laufkäfer (Carabus niger L.) so unangenehm macht, riecht stark nach Buttersäure, und es gibt Untersuchungen, welche darauf hinweisen, daß solche in ihm enthalten ist. Die Laufkäfer haben übrigens die weitere unangenehme Gewohnheit, welche sie mit Heuschrecken und Aaskäfern teilen, daß sie, wenn sie angefaßt werden, ihren übelriechenden Mageninhalt ausspucken. Die ebenfalls zu den Laufkäfern gehörigen Cicindelen erzeugen ebenfalls einen starken Geruch, der bald aromatisch, bald scharf sauer wirkt. Allgemein bekannt ist schließlich der moschusartige Geruch, den manche Bockkäfer, unter ihnen speziell Aromonia moschata L., der Moschusbock, verbreiten. So ließen sich noch zahlreiche Beispiele aus der Gruppe der Käfer anführen; wir wollen hier nur noch einige Fälle erwähnen, die sich auf Käfer und Käferlarven beziehen, die aus ihrem Anus von den Analdrüsen produzierte Geruchs- und Geschmacksstoffe ausstoßen. Unter den Schwimmkäfern lassen die Dytisciden und Gyriniden eine milchweiße Flüssigkeit zwischen Kopf und Prothorax austreten, die einen unangenehmen Geruch besitzt, während sie vielfach gleichzeitig aus ihrer Rektaltasche mit großer Heftigkeit eine dunkelbraune, angeblich nach Schwefelwasserstoff riechende Flüssigkeit ausstoßen, die sogar ihren Fluchtweg verbergen soll. Die Larve von Hydrophilus, ferner die Silphiden, die Blapsarten spritzen ebenfalls bei Reizung das Sekret ihrer Analdrüsen aus. Bei dem Rosenkäfer Cetonia aurata ist dieses Produkt eine weiße, fettige, ekelhaft riechende Flüssigkeit.



Abb. 327. Erstes Bein der Heuschrecke Eugaster guyoni. Bei a der Blutspritzporus. Vergr. 2 mal. Nach Vosseler.

Ganz merkwürdig ist die aus den Mastdarmdrüsen stammende Flüssigkeit, welche die sogenannten Bombardierkäfer (Brachinus crepitans L.) und andere Arten der Gattung Brachinus ihren Feinden entgegenspritzen. Der ausgeschleuderte Tropfen explodiert wie eine Bombe an der Luft und wirkt außerordentlich erschreckend auf Verfolger. Das Sekret der Drüse soll tatsächlich eine der Salpetersäure ähnliche Substanz enthalten, sie reagiert sauer und riecht nach der Explosion nach salpetriger Säure. Auf der Haut des Menschen erzeugt

sie Jucken und Brennen und hinterläßt gelbe oder braune Flecken. Bombardierflüssigkeiten werden auch bei Paussiden produziert, und zwar sollen sie bei diesen Tieren freies Jod enthalten. Loman hat dies bei Cerapterus quatuormaculatus nachgewiesen, und Escherich hat das gleiche bei Paussus favieri und Paussus turcicus beschrieben. Unter den Neuropteren sind die Chrysopa-Arten durch einen auffallenden Gestank ausgezeichnet.

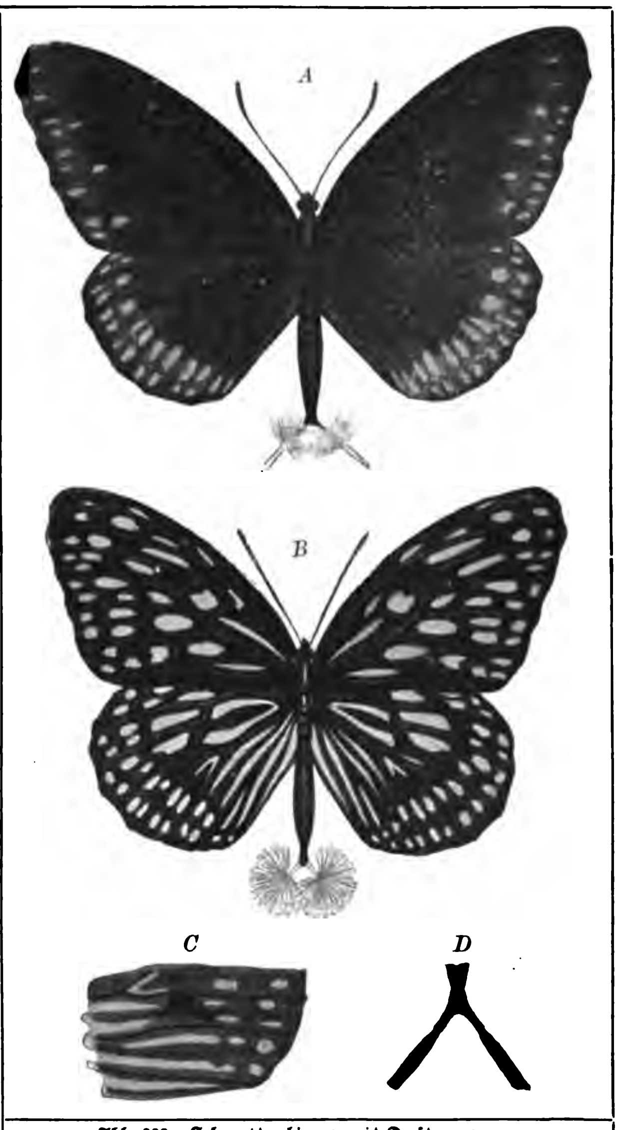


Abb. 828. Schmetterlinge mit Duftorganen.
A Euploea (Crastia) asela M., *B* Danais (Tirumala) septentrionis B. (beides Männchen mit ausgespreizten Duftpinseln), *C* Dufttasche auf dem Hinterflügel von Danais, *D* Duftpinsel derselben Art zusammengeklappt, aber noch nicht eingezogen. Nat. Größe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Viele Schmetterlinge verbreiten einen Geruch, den auch unsere Riechorgane wahrnehmen, und der uns bald angenehm, bald widerlich erscheint. Auch in Fällen, in denen wir einen Geruch nicht empfinden, scheint ein solcher bzw. ein Geschmack für die Sinnesorgane von Tieren vorhanden zu sein. Unter unsern einheimischen Schmetterlingen haben z. B. viele Weißlinge einen starken Geruch. Unter den tropischen Schmetterlingen sind es vor allen Dingen die Helikonier, Danainen, Euploen, Ithomiinen usw., welche sehr stark riechen und schmecken. Unter den Schwalbenschwänzen (Papilioniden) der afrikanischen und indischen Tropen gibt es eine Gruppe, welche man als Aristolochienfalter (Pharmacophagus) bezeichnet, weil ihre Raupen sich von Teilen von Pflanzen aus der Gattung Aristolochia ernähren. Es ist dies eine giftige Pflanzengattung, und man nimmt an, daß Giftstoffe aus ihnen direkt in die Raupen und Schmetterlinge übergehen. Einerlei wie dies sich verhält, jedenfalls haben die Schmetterlinge dieser Gruppe einen widerlichen Geschmack, der sie vor Verfolgung schützt. Auch die stachlichen Raupen der vorhin schon erwähnten Helikonier leben auf den Arten einer giftigen Pflanzenfamilie, den Passifloren. Die Raupen der Ithomiinen leben auf giftigen Solaneen.

Es existieren zahlreiche Beobachtungen, welche beweisen, daß tatsächlich die durch chemische Mittel geschützten Tiere von Verfolgern gemieden werden. So sind z. B. Versuche mit Karabiden angestellt worden, welche sehr gerne Engerlinge fressen. Bestreicht man



Abb. 329. Tintenfisch (*Sepia officinalis* L.).
Beim Rückstoßschwimmen eine Wolke von schwarzer „Tinte" oder Sepia aus dem Trichter ausstoßend. Verkl. 1/2. Orig.

Engerlinge mit Kantharidenblut, so werden sie von den Laufkäfern verschmäht. Die schlecht schmeckenden Schmetterlinge werden von vielen Vögeln wieder ausgespien, und auch andere eifrige Schmetterlingsverfolger, wie z. B. Gespensterheuschrecken, Eidechsen, Frösche und Affen, speien die schlecht schmeckenden Schmetterlinge mit „Ekel" aus. Wir werden auf die Versuche, welche dies beweisen, nachher noch ausführlicher zurückkommen.

Hier in diesem Zusammenhang müssen wir auch des eigenartigen Schutzmittels der Tintenfische gedenken. Die dekapoden Kephalopoden besitzen einen Tintenbeutel am Enddarm, in welchen sie die sogenannte Sepia, eine schwarze pulverartige Masse, produzieren, welche bei Gefahr plötzlich ausgespritzt wird. Während der Verfolger, von dem Strahl erschreckt, sich in einer dunkeln Wolke befindet, entflieht der auf diese Weise unsichtbar gewordene Tintenfisch (Abb. 329).

An dieser Stelle wollen wir noch auf die chemischen Abwehrstoffe höherer Tiere kurz eingehen. Die Amphibien sind an ihrer Körperoberfläche mit zahlreichen Drüsen besetzt. Speziell die Kröten und Salamander sondern aus den gewöhnlichen Hautdrüsen und besonders aus den im Nacken befindlichen Drüsenpaketen einen milchigen, ätzenden Saft aus, welcher, auf die Schleimhaut des Menschen gebracht, intensive Entzündung hervorruft und tatsächlich stark giftig ist, wie durch zahlreiche Versuche erwiesen wurde. Bei diesen Amphibien handelt es sich im wesentlichen um eine passive Giftigkeit, wenn auch bei manchen unter ihnen bei Reizung eine stärkere Sekretion der Drüsen stattfindet. Sie werden von vielen Tieren ängstlich gemieden, und besonders die krötenfressenden Tiere sind als ausgesprochene Spezialisten zu betrachten, wie z. B. Schlangen, gewisse Eidechsen und in Südamerika ihre eigene Verwandte *Ceratophrys ornata*, die Hornkröte. In diesem Zusammenhang sei auch darauf hingewiesen, daß Kröten und Frösche, wenn sie erschreckt werden, vielfach ihren Urin hinter sich spritzen, wobei sie einen ähnlichen Schreckeffekt erzielen wie die Tiere, welche besonders präparierte Flüssigkeiten aus ihrem Anus ausstoßen.

Bei den Reptilien haben wir ja früher schon die Giftigkeit der Schlangen besprochen, welche diese ihre Eigenschaft ja vorwiegend zum Angriff auf ihre Beute verwenden. Es ist selbstverständlich, daß ihr Giftbiß ebenso wirksam für die Verteidigung ist, und manche Schlange vermag sich durch ihren Biß eines Angreifers zu erwehren, der ihr sonst in jeder Beziehung überlegen wäre. Die giftschlangenvertilgenden Spezialisten verdanken ihre Fähigkeit,

derselben Herr zu werden, mehr ihrer Gewandtheit als einer sie vor der Gefahr des Schlangenbisses schützenden Immunität. Der Sekretär und der Mungo können beide von den Giftschlangen gebissen werden und pflegen dann sehr krank zu werden oder zu sterben. Allerdings Igel und Schweine besitzen eine ausgesprochene Immunität gegen das Schlangengift.

Es ist besonders erwähnenswert, daß viele Schlangen Abwehrgewohnheiten besitzen, bei denen sie auf das Beißen verzichten können. So ist es bekannt, daß manche Giftschlangen bei Bedrohung sich zischend aufrichten und das Sekret ihrer Giftdrüsen ihrem Feinde entgegenspritzen. Diese viel bezweifelte Tatsache ist neuerdings von Hobley in Uganda für Naja nigricollis durch sorgfältige Beobachtung bestätigt worden. Die genannte Art ist tatsächlich eine giftspeiende Schlange; denn sie spritzt einem Menschen oder Tier einen Strahl farbloser Giftflüssigkeit ins Gesicht und macht sich dann davon. Bei Naja haje und Sepedon haemachetes sind von Jameson in Südafrika schon früher die entsprechenden Beobachtungen gemacht worden; er stellte fest, daß es sich wirklich um „Spucken" handelt, indem die Schlange vor dem Spritzen Luft einsaugt. Auch Bitis gabonica speit Gift. Auf Schleimhäuten, besonders denen der Augen erzeugt das Gift sehr schwere Entzündungen. Ähnliches Spucken wird auch von ungiftigen Schlangen angegeben. Bei den giftigen Schlangen genügt ja vielfach das für sie so charakteristische Zusammenrollen und das Aufrichten des Vorderteils, um einen Angreifer abzuschrecken. Bei nicht wenig Schlangen kommt noch das Aufblähen der Halsregion hinzu, und die meisten Formen wohl erschrecken ihre Gegner durch heftiges Zischen. Der Schreck, den die Stellung und Bewegung der giftigen Schlangen deren Verfolgern einflößt, wird auch von ungiftigen Schlangen ausgenützt. Viele ungiftige Schlangen benehmen und bewegen sich ganz ähnlich wie giftige Formen und haben davon den für sie vorteilhaften Schutzerfolg.

Unter den übrigen Reptilien sei hier noch auf die giftigen Eidechsen Mexikos und der südlichen Vereinigten Staaten (Heloderma horridum, Wiedm. und H. suspectum Cope) hingewiesen, deren Gift außerordentlich wirksam ist, an das Schlangengift erinnert, von dem relativ harmlosen Tier aber offenbar hauptsächlich zur Verteidigung gebraucht wird. In der gleichen Gegend kommt eine weitere Reptiliengattung, die der Krötenechsen (Phrynosoma) vor, welche die eigentümliche Gewohnheit haben, ihren Feinden aus den Augen, wahrscheinlich aus dem Augenlid, Blut entgegenzuspritzen. Diese viel bezweifelte Erscheinung ist neuerdings von Ditmars bestätigt worden.

Auch die Vögel spucken vielfach ihre Feinde an, und zwar ist es besonders von den Nestlingen der Sturmvögel, Albatrosse und anderer Schwimmvögel bekannt, daß sie Angreifern ihren übelriechenden Kropfinhalt entgegenspeien. Seevögel sind es auch vorwiegend, welche, wenn sie oder ihre Nester bedroht werden, in der Aufregung ihren Kot in der Richtung gegen den Feind entleeren. — Lamas und Huanakos speien ihrem Angreifer ins Gesicht.

Bei Säugetieren ist Verteidigung durch Produkte von Analdrüsen sehr häufig. Vor allen Dingen die kleinen Raubtiere aus der Gruppe der Musteliden sind durch Stinkdrüsen sehr gut verteidigt. Das ist z. B. für unsern Marder, Iltis, Wiesel, für Stinkdachse und Stinktiere (Conepatus, Melictis, Mephitis) wohlbekannt. Der malaiische Stinkdachs (Mydaus meliceps) spritzt das Stinkdrüsensekret $^1/_2$ m weit. Es erzeugt einen unerträglichen Gestank, der außerordentlich zäh an den besudelten Gegenständen haftet. Es ist das ja auch für die amerikanischen Stinktiere oder Skunks (Angehörige der Gattung Mephitis) eine sehr bekannte Tatsache. Die Gattung ist über ganz Amerika verbreitet, und in vielen Gegenden sind die Tiere sehr häufig. Der Gestank, der von ihrem Stinkdrüsensekret ausgeht,

ist über alle Beschreibung scheußlich. Er soll auf Kilometer wahrnehmbar sein und soll über einen Monat lang sich bemerkbar machen. Menschen, die mit ihm in Berührung gekommen sind, sollen auf Wochen für den Verkehr mit andern Menschen unmöglich sein. Sehr interessante Beispiele davon gibt z. B. W. H. Hudson in seinem Buch über La Plata. Auch soll das Sekret ätzend auf Schleimhäute wirken und starke Schmerzen verursachen. Das Stinktier ist in seinem Benehmen ein charakteristisches Beispiel für die Gruppe der gutgeschützten Tiere. Es ist schwarz-weiß auffallend gefärbt, bewegt sich langsam, gerät nicht in Aufregung, wenn es verfolgt wird, sondern marschiert ganz langsam vorwärts, hebt seinen Schwanz in die Höhe und schießt mit Präzision eine wohlgezielte Ladung des Stinkdrüsensekretes bis auf 6 m Entfernung auf seinen Verfolger. Da es, wo es vorkommt, häufig ist und sich so auffallend benimmt, muß in La Plata z. B. jeder junge Adler, Geier, Fuchs, jede Wildkatze und jeder Puma einmal seine Erfahrungen mit ihm machen. Hudson beschreibt, wie ein ausgehungerter Geier (Polyborus tharus) ein Stinktier verfolgt, zögernd angreift, vor der Bereitschaftsstellung des kleinen Tiers zurückschreckt, dann schließlich sich vorwärts stürzt, den Schwanz mit dem Fang ergreift, um schließlich erschreckt zurückzufahren. — Auch Insektenfresser, z. B. Spitzmäuse, sind durch Stinkdrüsen vielfach geschützt.

Bei all diesen letzterwähnten Beispielen handelte es sich um Tiere, welche ihren Feind durch Handlungen, die ihn nicht erheblich schädigten, von einer weiteren Verfolgung abschrecken. Die Wirkung wird erzielt durch Einfluß auf bestimmte Sinnesorgane des Gegners. In manchen der genannten Fälle ist die Wirkung jeweils dem angegriffenen Individuum selbst nützlich, so gerade bei den zuletzt besprochenen Beispielen. In andern Fällen, wie z. B. bei den übel schmeckenden und riechenden Insekten, wird der Nutzen für die betreffende Art immer nur durch das Opfer einer ganzen Anzahl von Individuen erkauft. Die jungen Vögel und andere Tiere versuchen, wenn sie sich selbständig zu ernähren beginnen, immer wieder solche übelschmeckende oder übelriechende Tiere zu fressen. Sie machen aber die Erfahrung, daß die betreffenden Tiere nicht gut sind oder sogar üble Folgen auslösen, wenn sie verschluckt werden. So lernt denn jedes junge Tier durch Erfahrung, sich vor diesen üblen Bissen zu hüten, und das Opfer, welches die betreffende Spezies gebracht hat, erweist sich als ein wohl angewandtes. Versuche, welche speziell Lloyd Morgan gemacht hat, haben gezeigt, daß tatsächlich junge Vögel nicht von vornherein übelschmeckende Insekten instinktiv ablehnen, daß sie aber sehr rasch sie zu unterscheiden lernen und dann voll Ekel zurückweisen.

Die Tatsache, daß alle höheren Tiere Sinneseindrücke im Gedächtnis zu behalten vermögen und auf Grund der im Gedächtnis aufbewahrten Eindrücke ihre Handlungsweise modifizieren, macht es möglich, daß bei den schutzbedürftigen Tierformen eine Menge von Abwehranpassungen sich ausgebildet haben, welche ohne jene Eigenschaften der verfolgenden Tiere gänzlich unwirksam sein müßten.

Übrigens gibt es auch Spezialisten, welche alle in den letzten Abschnitten erörterten Schutzanpassungen zu überwinden vermögen. Einige haben wir schon erwähnt. Wir heben noch hervor, daß Kuckucke zu den wenigen Vögeln gehören, welche eine ganze Serie von verschiedenen Wehrmitteln der Insekten übertrumpfen. Sie fressen die haarigen, selbst die „brennenden" Raupen, Käfer mit giftigem Blut, wie die Coccinelliden, und nach Bates frißt der Kuckuck Dendronomus in Kamerun selbst die wehrhaften Ameisenarbeiter (vgl. S. 139).

d) Tonerzeugung zur Verteidigung. Abwehrbewegungen.

Die Erzeugung bestimmter Töne dient vielen Tieren als Mittel zur Verscheuchung von Feinden. Jeder von uns ist schon einmal erschreckt zurückgefahren, wenn plötzlich vor ihm eine der seltsamen Schnarrheuschrecken mit knatterndem Geräusch aufflog, um sich in einiger Entfernung unter dem Schutze ihrer Anpassungsfärbung wieder niederzulassen. Soziale und solitäre Bienen umschwirren unter lautem Summen die ihre Nester bedrohenden Eindringlinge. Versuche mit Vögeln, welche Lloyd Morgan angestellt hat, haben gezeigt, daß das Summen von Bienen und mancher Fliegen sie manchmal wirksamer gegen Verfolger schützt als das Gift ihres Stachels. Das Geschrei erschreckter Frösche hat schon manchmal einen Verfolger veranlaßt, das Tier fallen zu lassen. Das Zischen der Schlangen und anderer Reptilien wirkt deutlich schreckenerzeugend auf alle möglichen Tiere. Und auch das Klappern der Klapperschlange ist eine Art von Warnungssignal, welches manche Feinde von dieser durch ihr Gift so wehrhaften Schlange fernhält. Die Klapper, mit der sie das Geräusch erzeugt, besteht aus hohlen Hornkapseln, welche bei der Häutung nicht mit abgeworfen werden, so daß nach jeder Häutung die Klapper um ein Glied wächst. Noch an den toten und getrockneten Exemplaren läßt sich das eigentümliche Geräusch erzeugen. Zischen ist ein Verteidigungslaut, der auch vielen Vögeln eigentümlich ist. Gänse, Wiedehopfe u. a. zischen mit vorgestrecktem Hals ihren Verfolger an. Papageien, Seevögel, überhaupt gesellige Vögel, wie Hühner, Truthühner, auch Enten, suchen vor allen Dingen ihre Brutkolonien durch ein gemeinsames Geschrei und Geschnatter zu verteidigen. Wenn bei einer Brutkolonie nordischer Seevögel ein Schuß abgegeben wird, oder wenn sich ein Mensch oder ein Feind aus dem Tierreich zwischen die Nester hineinbegibt, dann erhebt sich ein ohrenbetäubender Lärm, und das Flügelschlagen und Getöse der geängstigten Vögel ist so verwirrend, daß Raubtiere und Raubvögel in vielen Fällen dadurch verjagt werden. Auch die jungen Nestvögel der verschiedensten Arten suchen Nesträuber durch ihr Geschrei zu verscheuchen. Das Brüllen und Bellen der Säugetiere dient ebenfalls in vielen Fällen zur Abschreckung von Feinden. Wie wir oben gehört haben, daß die Raubtiere ihr Gebrüll als Mittel zur Einschüchterung ihrer Beute verwenden, so sehen wir sie es auch ausstoßen, um ihnen überlegene Feinde abzuschrecken. Die Schakale und wilden Hunde bellen und heulen, wenn der Löwe in ihrer Nähe erscheint. Wenn die Herden der großen Huftiere von einem Raubtier angegriffen werden, so sind ihre Abwehraktionen von Gebrüll und Geschrei begleitet. Auch die Affen schimpfen und schreien ihren Angreifern entgegen, und wenn eine große Herde von Brüllaffen, von Pavianen oder Meerkatzen einen Jaguar oder Leopard anschreien und bedrohen, so läßt das sonst so mutige Raubtier sich oft vom Angriff abhalten.



Abb. 330. Klapper der Klapperschlange (Crotalus rhombifer). Das letzte Glied der Klapper ist abgelöst, um die Zusammenfügung der einzelnen Glieder zu erläutern. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Sehr viele Tiere nehmen bei drohender Gefahr bestimmte Stellungen ein. Wir können dieselben als Bereitschaftsstellungen bezeichnen; denn je nach den betreffenden Tierarten stellen sie eine Vorbereitung zur Flucht oder zur Verteidigung dar. In letzterem Fall genügt oft die drohende Stellung, um Feinde abzuschrecken. So sehen wir Krebse und Krabben bei Bedrohung eine aufgerichtete Stellung annehmen, wobei sie ihre Scheren weit geöffnet dem Angreifer entgegenhalten. Skorpione



Abb. 331. Brüllaffe (*Mycetes niger*). ♂ mit aufgeblähtem Kehlsack brüllend.

biegen ihren Schwanzstachel zum Stich bereit über den Rücken. Spinnen, besonders die wehrhaften Gliederspinnen machen ihre mit Giftdrüsen versehenen Mundwerkzeuge zum Angriff klar und strecken sie dem Feind entgegen. Sehr charakteristisch sind die Abwehrstellungen der streitbaren Ameisen, welche ihre Mandibeln weit geöffnet dem Angreifer zuwenden. Raubkäferlarven, Staphylinen und Ohrwürmer biegen ihren Hinterleib in die Höhe. Letzteres ist besonders bei denjenigen Formen der Fall, welche Analdrüsensekret auf ihre Feinde spritzen. Sehr eigentümlich ist das Aufblähen des ganzen Körpers oder einzelner Teile desselben, wie es Kröten, Chamäleone und Schlangen ausüben. Bei den Schlangen aus der Gruppe der Hutschlangen und Brillenschlangen ist das Aufblähen der Halspartien wie schon erwähnt ein sehr wirkungsvolles Schreckmittel. Die Vögel sträuben ihr ganzes Gefieder oder richten einzelne Partien desselben auf, wenn sie angegriffen werden. Bei manchen Vogelarten werden in solchem Falle Hautlappen und fleischige Anhänge, besonders der Kopf- und Halsregion, aufgebläht und entfaltet.

Viele Säugetiere, so Insektivoren, Hunde, Halbaffen und Affen entblößen bei drohender Gefahr ihr Gebiß. Dieses Zähnezeigen ist vielfach ebenso wirkungsvoll als die Annahme der Sprungstellung bei Katzen, die Aufrichtung der Bären auf ihre Hinterbeine oder die Senkung des Kopfes bei Horn- oder geweihtragenden Huftieren.



Abb. 332. Italienische Süßwasserkrabbe (Potamon fluviatile Bond.) in Bereitschaftsstellung. Orig. nach dem Leben. Verkl. ⅓.

Manche Tiere strecken in der Gefahr besondere Organe ihres Körpers hervor, welche teils grell gefärbt sind, teils auffallende und widrige Gerüche produzieren. Die Weichkäfer aus der Gattung Malachius strecken an beiden Seiten des Hinterleibs grellrot gefärbte Drüsen hervor; ähnliches kommt bei Elateriden (Abb. 333) und Staphyliniden vor; viele Schmetterlingsraupen haben ausstülpbare grellgefärbte starkriechende Organe, wie die Papilionidenraupen in Gestalt ihrer Nackengabel, die Harpya-Raupe von roten Schwanzfäden. Sehr merkwürdig ist die Schreckstellung der Buchenspinnerraupe (Stauropus fagi), welche Vorder- und Hinterleib aufzurichten vermag und dadurch ein ganz bizarres Aussehen erlangt.

e) Warn- und Schreckfarben.

Besonders wirksam zur Abschreckung von Feinden ist das plötzliche Auftauchen einer stark mit der Umgebung kontrastierenden Farbe am Körper des Tieres. Die plötzliche Entfaltung der grellblauen oder grellroten Flügel der Schnarrheuschrecken wirkt erschreckend. Ich konnte selbst feststellen, daß die auffallend blau, grün und schwarz gezeichneten Brustflossen einiger zu den Skorpäniden gehörigen Fische in ihrem Kontrast zur rotgelben Körperfarbe der betreffenden Arten bei ihrer plötzlichen Entfaltung dem Auge geradezu einen Chock versetzen (Abb. 334). Manche dieser Formen besitzen auf den Flossen einen großen dunklen Augenflecken. Solche Augenflecken treten auch bei Insekten vielfach auf, vor allem bei Heuschrecken und Schmetterlingen (Abb. 335). Es sind stets dunkle Flecken, die von einer helleren Zone eingerahmt sind und stark von ihrer Umgebung abstechen. Sie werden vielfach bei Bedrohung durch Annahme besonderer Stellungen des Tieres plötzlich entblößt und dem Feinde entgegengehalten. Man hat geglaubt, die Schreckwirkung dieser Augenflecken auf die Ähnlichkeit mit einem Gesicht zurückführen zu können, welches bei der Annahme der Abwehrstellung durch die Oberfläche des Tieres vorgetäuscht werde. Ich glaube vielmehr, daß die Kontrastwirkung den erschreckenden Effekt ausübt, wie es sich z. B. auch zeigt, wenn eine Unke sich plötzlich auf den Rücken wirft und ihre grell orangefarbene Bauchseite dem Verfolger zeigt.



Abb. 333. Lacon murinus L. Elateride mit am Hinterende hervorgestreckten Stinkapparaten.

Bei all diesen letzten Beispielen handelt es sich um ein Erschrecken des

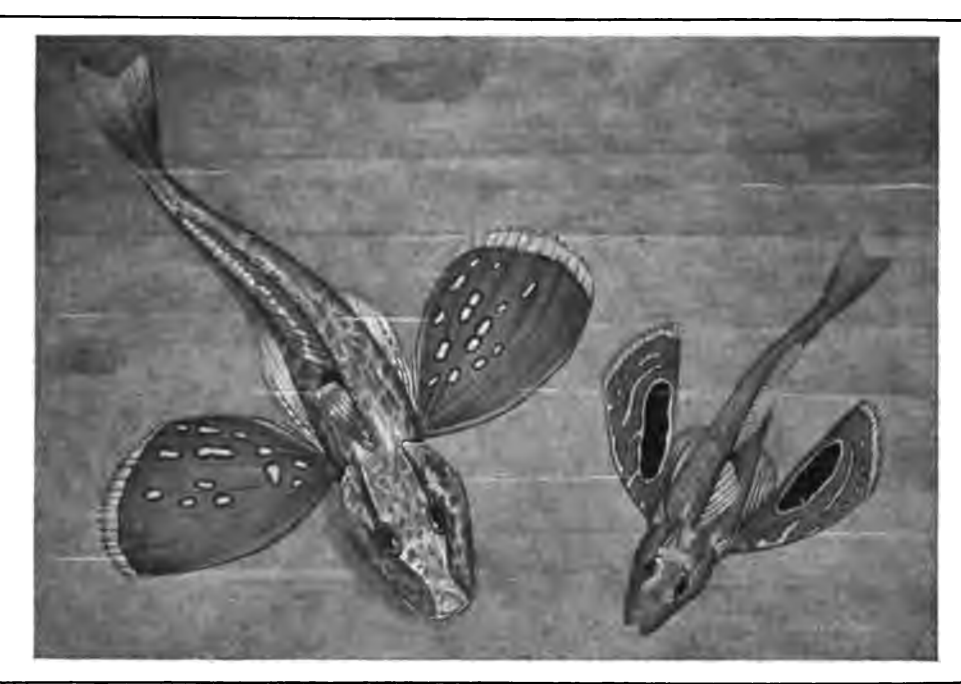


Abb. 334. Hobo und Semi-hobo. Lepidotrigla japonica (Bleeker) und Chelidonichthys Kuhnü. L. und G.
Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Verfolgers durch ein mehr oder minder harmloses Tier. Selbst in den Fällen, in denen das betr. Tier ziemlich wehrhaft ist, wird der Schrecken ohne Benützung seiner eigentlichen Waffen hervorgerufen. Dieser Effekt ist nur erklärbar auf Grund der oben schon erwähnten Tatsache, daß die verfolgenden Tiere gute Sinnesorgane besitzen, mit denen sie ihre Beute wahrnehmen, und daß sie, infolge von unangenehmen Erfahrungen, die sie mit denselben oder anderen Tieren gemacht und im Gedächtnis behalten haben, wie gebrannte Kinder das Feuer scheuen. Diese Zusammenhänge finden wir bei einer großen Anzahl von Tieren, besonders von Insekten durch das Auftreten sogenannter Warnfarben ausgenützt. Sehr viele schlechtschmeckende, ja selbst giftige Tiere können durch diese ihre Eigenschaften ihren Feind nicht vollkommen von sich abwehren und ihn auch nicht überwältigen. Sie werden zwar von ihm wieder ausgespuckt und nicht gefressen, sind aber meist durch seinen Angriff so verletzt, daß sie an den Folgen bald zugrunde gehen. Wenn nun solche Tiere für ihre Verfolger je nach deren Sinnesorganen durch Gerüche oder Farben so ausgezeichnet sind, daß jene sie leicht erkennen und wiedererkennen, so werden jene sie, nach einigen schlechten Erfahrungen zu vermeiden suchen. Tatsächlich sind denn auch viele schlechtschmeckende, giftige oder sonstwie ungenießbare Tiere durch sehr auffallende Farben und Zeichnungen kenntlich gemacht. Sie entbehren der Schutzfärbung und Gewohnheit, sich zu verbergen. Sie bewegen sich offen langsam umher, gleichsam im Vertrauen auf den Schutz, den ihre besonderen Eigenschaften ihnen gewähren. Ein sehr gutes Beispiel hierfür bieten uns die Stinktiere, über deren Gewohnheiten wir oben S. 370 einiges erfahren haben. Viele giftige Schlangen sind sehr bunt gefärbt und sehr auffallend gezeichnet. Manche davon sind zwar für kleine Tiere giftig und gefährlich, können aber größeren Tieren nichts anhaben, wie z. B. viele Korallenschlangen (Elaps). Für sie ist es also besonders nützlich, wenn sie durch ihre auffallende Farbe größere, an Kräften ihnen überlegene Tiere von sich abhalten. Auch

Amphibien, vor allem viele tropische Baumfrösche sind glänzend blau, rot, gelb gefleckt und haben gar kein Bestreben, sich zu verbergen. Gerade an einer solchen Form (Phryniscus = Ateleopus varius?) hat Belt in Nikaragua Versuche durchgeführt, aus denen hervorgeht, daß sie von Vögeln, die andere Amphibien gerne fressen, verschmäht werden. Bei einer anderen Phryniscus-Art (Phr. nigricans Bell) hat Darwin beobachtet, daß sie in Argentinien in der sonnigen Ebene, ohne jede Tendenz zum Verbergen, sich ganz offen umhertrieb. Diese Art ist tiefschwarz auf dem Rücken und hat karminrote Flecken an Bauch und Füßen Sie muß also von Sand oder Gras stark abstechen. Auch die auffallende, schwarzgelbe Livree, die unser gefleckter Salamander trägt, ist als eine solche Warnfarbe aufzufassen.



Abb. 335.
Das Abendpfauenauge in Schreck- (bzw. „Trutz-") stellung. Nach Japha.

Viele giftige Fische sind grell gefärbt, so die Trachinus-Arten usw. Die sehr auffallenden Farben des mit ätzenden Giftdrüsen versehenen Seeigels Asthenosoma urens ist nach Semon ebenfalls eine Warnfarbe.

Schwarzgelbe oder gelbdunkelbraune Streifung und Fleckung ist besonders häufig bei ungenießbaren Insekten. Wir alle kennen sie als weitverbreitet unter den mit Giftstacheln versehenen Wespen und Bienen. Auch bei Käfern, wie den Totengräbern und vielen exotischen Formen kommt sie vor. Auffallende Kontrastfarben zeigen die durch ihr giftiges Blut geschützten Telephoriden, Kanthariden, Coccineliden und Chrysomeliden. Die durch schlechten Geschmack geschützten Aristolochienfalter (vgl. S. 367) sind sehr auffällig samtschwarz gefärbt und besitzen stark sich abhebende rote Flecken. Grell in die Augen stechen die gelben, roten, weißen und schwarzen Fleckungen und Streifungen der Heliconiden und Danaiden, die schwarz, weiß und metallischblauen Töne der Euplöen, die schwarzweißroten Farben der Acraeen. Alle Schmetterlinge aus diesen Familien sind nach den Beobachtungen von Bates, Belt, Trimen, Wallace u. a., von denen ich viele aus eigener Erfahrung bestätigen kann, durch einen langsamen, trägen Flug ausgezeichnet. Sie gaukeln offen, ohne Neigung zu eiliger Flucht oder zum Verstecken, im Sonnenschein umher. Sie alle haben auch auf der Unterseite der Flügel auffallende Farben und unterscheiden sich dadurch von den vielen Tagschmetterlingen, bei denen die Unterseite der Flügel Schutzfärbung trägt. Auch auf den Blüten und beim Ausruhen zeigen sie keine Tendenz, sich zu verbergen; sie erscheinen keck, im Vertrauen auf ihre Ungenießbarkeit und auf ihre Färbung, welche diese Ungenießbarkeit allen Verfolgern schon von weitem signalisiert. Unter unsern einheimischen Schmetterlingen sind die auffallend gefärbten sogenannten Blutströpfchen, die Zygäniden, sehr wenig scheu. Auch die Raupen, welche schlecht schmecken, sind durchweg grell gefärbt und mit auffallenden Längs- oder Querbändern in stark kontrastierenden Farben ausgezeichnet. So sind auch die mit Brennhaaren versehenen und giftigen Insektenlarven ganz außerordentlich auffallend gefärbt. Gerade mit Raupen von einheimischen Schmetterlingen, die sehr auffallende Farben haben, wie z. B. Abraxas grossulariata, Diloba caeruleocephala, Anthrocera filipendula und Cucullia verbasci, sind viele Versuche von den Mitarbeitern von Wallace, von Weismann, Poulton und vielen andern durchgeführt worden, die gezeigt haben, daß

sie sowohl von Vögeln als auch von Eidechsen zurückgewiesen werden. Lloyd Morgan hat mit jungen Vögeln einer Reihe von verschiedenen Arten Versuche durchgeführt, welche deutlich zeigten, daß all die jungen Vogelindividuen die ungenießbaren oder gefährlichen Insekten erst während ihres Lebens aus eigener Erfahrung unterscheiden lernen. Dasjenige junge Tier, welches beim Fressen eines mit einem Stachel versehenen Hymenopters eine schlechte Erfahrung gemacht hatte, scheute sich, ein zweites Mal ein Individuum der gleichen Art anzupacken, auch wenn demselben der Stachel ausgerissen worden war. Vögel, welche einmal Raupen des Jakobskreuzkrautschwärmers (Euchelia jacobaeae) versucht und wieder ausgespien hatten, nahmen solche nicht wieder an. Andere, im gleichen Käfig gehaltene junge Vögel der gleichen Arten, die noch nicht die schlechte Erfahrung gemacht hatten, machten aber immer zuerst den Versuch, die ungenießbaren Tiere zu fressen.

Neuerdings sind zahlreiche neue Beobachtungen bekannt geworden, welche sich auf das Verhalten räuberischer Tiere gegen schlecht schmeckende oder mit Warnfarben versehene Insekten beziehen. Aus ihnen geht hervor, daß vor allem die Vögel fein zu unterscheiden verstehen. Asiliden, Raubwespen, Libellen kümmern sich nicht um Schreckfarben, ebensowenig in den meisten Fällen nach den Beobachtungen von Shelford, Guy Marshall u. a. die Mantiden. Letztere fressen sogar, vor allem wenn sie sehr hungrig sind, Danainen, Acräinen usw. Bei Mantiden und Spinnen zeigte sich jedoch, daß sie manche schlecht schmeckende Arten verschmähten, nachdem sie sie gefangen und versucht hatten. Die Warnfarben nützen also ihnen gegenüber nicht. In solchen Fällen zeigt sich der Nutzen einer anderen Besonderheit, die viele schlecht schmeckende Tiere besitzen sollen, nämlich einer besonderen Zählebigkeit und Heilungsfähigkeit selbst schwerer Wunden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß eine Anzahl von Spinnenarten, z. B. die südeuropäische Malmignatte (Latrodectus tredecimguttatus), Katipo (L. hasselti) in Madagaskar, ferner die unter den Namen Vancoho in Neuseeland, Queue rouge in Westindien bekannten Arten der Gattung Latrodectus, von den Bewohnern der Länder, in denen sie vorkommen, allgemein für giftig gehalten werden. Sie sind es nicht für den Menschen, wenigstens nicht in hohem Maß, schwere Erkrankungen oder gar Tod nach ihrem Biß ist nicht mit Sicherheit nachgewiesen; die stark hervorleuchtenden roten und gelbroten Flecken auf ihrem Körper wirken aber offenbar selbst auf den Menschen als Warn- oder Schreckfarben.

f) Schützende Ähnlichkeit.

Wir kennen zahlreiche Tierformen, welche, ohne Verstecke zu benutzen, ohne durch besondere Verteidigungswaffen oder andere Schutzmittel gesichert zu sein, auch ohne durch Warnfarben aufzufallen, sich in vieler Beziehung ganz ähnlich verhalten wie die in den letzten Abschnitten behandelten Tiere. Auch sie fliehen nur auf geringe Entfernungen oder bleiben überhaupt an dem Ort, an welchem sie von einer Gefahr überrascht werden. Und unter dem Eindrucke der Gefahr bleiben sie vollkommen regungslos, ohne allerdings in einen Zustand der Starrheit zu versinken. Sie halten so ruhig, als befänden sie sich in einem gesicherten Versteck, und tatsächlich sind sie verborgen. Aber nicht dadurch, daß für die Augen ihrer Verfolger undurchdringliche, undurchsichtige Gegenstände sie umgeben, sondern dadurch, daß sie ihrer Umgebung ganz außerordentlich ähnlich sehen. Diese schützende Ähnlichkeit vereint mit dem instinktiven für die Situation zweckmäßigen Benehmen der Tiere schützt sie so gut oder noch besser als ein Panzer oder als eine Höhle.

Im einfachsten Falle ist es der allgemeine Farbton des Körpers, welcher die Ähnlichkeit mit der Umgebung bedingt. Am auffallendsten ist diese Erscheinung in solchen Gegenden, welche sehr einförmig sind und welche daher weit hin für alle lebenden Wesen ähnliche Bedingungen darbieten. Das gilt für die Wüste, die Schneegefilde der Hochalpen und der Polarländer, für die Grasflächen der Wiesen- und Steppenländer und die unermeßlichen Laubmassen der großen Urwälder. Alle diese Gebiete haben eine so ausgeprägte Individualität, daß sie mit großer Gewalt auf ihre sämtlichen Bewohner einwirken. So sehen wir, daß die Wüstentiere die braune, gelbe oder graugelbe, die Schneetiere die weiße, die Gras- und Baumtiere sehr vielfach die grüne Uniform tragen, welche die Lebensbedingungen ihres Wohnbezirks ihnen aufgezwungen haben.

Bei den Wüstentieren ist die allgemeine Übereinstimmung in der Färbung der größeren Tiere ganz besonders auffallend, und sie führt zu einer weitgehenden Ähnlichkeit der Farbe des Tieres mit derjenigen des gelben Sandes, der bräunlichen oder der braungrauen Felsen (Tafel IV). In den nordafrikanischen Wüsten finden wir die gelben Katzenarten, braungelbe Antilopen; die Lerchen, Gimpel, Wachteln, Hühnerarten, auch Steinschmätzer, Sylvien usw. haben sämtlich eine derartige Kombination der Flecken des Gefieders, daß sie, von einiger Entfernung gesehen, auf dem Wüstenboden vollkommen verschwinden. In den asiatischen Wüsten finden wir bei Vögeln und Säugetieren die gleiche Erscheinung, Wildesel und Kamele, Antilopen und die vielen kleinen Raubtiere und Nagetiere, welche die zahlreichen Wüstengebiete West- und Zentralasiens bewohnen, sie alle tragen die Khakiuniform der Wüste. Nicht minder gilt dies für die Wüsten Australiens und Amerikas. Von Bedeutung ist es auch in diesem Zusammenhang, daß Wüsten- und Steppenvögel fast stets auffallender Farben und Zeichnungen entbehren. So ist z. B. von den Landvögeln der Pampas Argentiniens nur eine Sturnella-Art mit auffallend scharlachroter Brust geschmückt, keine andere Art zeigt brillante Farben. Noch auffallender wird diese allgemeine Ähnlichkeit der Wüstentiere untereinander und mit der Bodenfarbe der Wüste, wenn wir die Reptilien und unter den Insekten vor allem die Heuschrecken ins Auge fassen. Die Skinke, die Eremias, Acanthodactylus, die Geckonen aber auch die zahlreichen Giftschlangen der Wüste (z. B. Arten der Gattung Cerastes, C. cornutus L.) sind dem Boden ihrer Heimat ganz außerordentlich ähnlich gefärbt.

Dabei fällt, wie auch in einigen anderen später zu besprechenden Fällen der Schutzfärbung, sehr stark auf, daß viele Wüstentiere nicht ringsum und am ganzen Körper wüstenfarbig sind, sondern daß nur der Teil ihres Körpers die Schutzfärbung trägt, der bei Ruhestellung von oben und von der Seite sichtbar ist. Bei den Heuschrecken z. B. ist das zweite Flügelpaar häufig sehr lebhaft gefärbt, auch am Hinterleib und an anderen Teilen des Körpers kommen auffallend gefärbte Flecken vor. Alle diese Teile sind unsichtbar, wenn das Tier mit zusammengeklappten Flügeldecken und angezogenen Beinen sich ganz ruhig verhält. Was uns aber vor allem überraschen muß, ist die bei Wüstentieren sehr weit verbreitete weiße Färbung der Unterseite. Die Säugetiere der Wüste, z. B. der Fennek oder Wüstenfuchs, die Gazellen, die Wüstenvögel haben einen weißen Bauch. Wir können uns durch einen einfachen Versuch davon überzeugen, daß diese Art der Färbung für die Tiere sehr vorteilhaft ist. Streichen wir z. B. ein Brett mit gelbbrauner Farbe gleichmäßig an, und legen wir auf dieses Brett zwei Kugeln, von denen die eine ringsum gleichmäßig mit der gleichen gelben Farbe angestrichen ist wie das Brett, während die zweite nur auf der Oberseite gelb aber auf der Unterseite weiß angestrichen ist, so können wir ein sehr auffallendes Phänomen feststellen. Im starken Sonnenlicht scheint nämlich die Kugel mit der weißen Unterseite in

der gelben Farbe der Unterlage fast vollkommen zu verschwimmen. Die ringsum gelb angestrichene Kugel hebt sich jedoch vom Untergrund viel deutlicher ab, da sie einen starken schwarzen Schlagschatten wirft. Die Kugel mit der weiß angestrichenen Unterseite jedoch wirft einen viel weniger deutlich abgegrenzten und sichtbaren Schatten, da die von der weißen Unterseite reflektierten Lichtstrahlen diesen zum Teil aufheben. Genau wie eine solche Kugel wirken die mit einer weißen Bauchseite versehenen Wüstentiere. Ja, sie verschmelzen in noch viel weitergehendem Grade mit ihrer Umgebung, da weder diese noch sie selbst eine ganz gleichmäßige gelbe Färbung besitzen. Die gelbe Farbe ihrer Oberfläche setzt sich aus zahlreichen Flecken und Strichen zusammen, welche alle möglichen Nüancen von gelb und braun, ja selbst von rot, weiß und schwarz aufweisen. So bieten die Tiere auf ihrer Oberfläche die gleiche weiche, unbestimmte Tönung dar, welche für die sie umgebende Natur charakteristisch ist.

Die Wüste ist nun nicht etwa überall die einförmige Sandfläche, als welche die Phantasie sie sich oft vorstellt. Es gibt ja außer der Sandwüste Felsenwüste, Geröllwüste, Kieswüste usw., und alle diese Wüstenformationen können die vielfältigsten Übergänge zum Charakter der Steppe aufweisen. Dieser Tatsache entsprechend, finden wir bei den Wüstentieren, jeweils dem Charakter ihrer besonderen Umgebung entsprechend, eine ganze Menge von wohlangepaßten Varietäten. So hat speziell Vosseler bei den Heuschrecken der algerischen Sahara gezeigt, daß die gleiche Art je nach Farbe und Struktur des Untergrundes, auf welchem sie vorkommt, eine verschiedene Färbung und Zeichnung besitzen kann. Während sie z. B. auf gleichmäßigem Sandboden gleichmäßig braungelb gefärbt ist, zeigt sie, wenn Kies und Steine untermischt sind, eine verschieden grobe und unregelmäßige braune Zeichnung auf gelbem Untergrunde.

Ähnliches gibt J. S. Whitaker von den Haubenlerchen Tunesiens an; sie sind in den bergigen und fruchtbaren Gebieten des Nordens dunkel, in den tieferen und trockneren des Zentrums heller, in der dürren Wüste des Sudans „isabell" und sandfarben.

Die Schattenlosigkeit der Wüste bringt es mit sich, daß Gestein und Sand bei Tag eine Gluthitze ausstrahlt, welche die meisten Tiere zwingt, in gesicherten Verstecken die Stunden des hohen Sonnenstandes zu verbringen. Daher sind viele Wüstentiere Dämmerungs- und Nachttiere; in der Dämmerung ist ihre Schutzfärbung von doppelter Wirksamkeit, und auch am Tag sind sie vor den immerhin vorhandenen räuberischen Tagtieren in ihren Verstecken in der gleichen Weise geschützt, wie wir es gleich nachher für die Nachttiere im allgemeinen zu besprechen haben werden (S. 380).

Nicht so ausgedehnt wie die Wüstengegenden und nicht so geeignet zur Entfaltung eines reichen eigenartigen Tierlebens sind die Schneegefilde. Immerhin gibt es aber auch dort eine ganze Menge von Säugetieren und Vögeln, welche an das Leben auf dem Schnee angepaßt sind. Und das gilt besonders für jene Gegenden, in denen fast immer Schnee liegt. Doch auch in denjenigen Gegenden, in denen während des Sommers der Schnee schmilzt, ist vielfach der Winter so lang und schneereich, daß er einen Einfluß auf die Lebensweise der dort hausenden Tiere ausüben muß. Zu den charakteristischen Polartieren gehören Eisbär, der amerikanische Polarhase, der Grönlandfalke, die Schneeeule und die Schneeammer (vgl. Farbentafel V). Sie alle bleiben das ganze Jahr weiß. Der Eisfuchs dagegen, der gemeine Schneehase z. B. Skandinaviens und der Alpen, Hermelin, Wiesel und Schneehuhn sind nur im Winter weiß; im Sommer dagegen, wenn allenthalben die braune Erde zutage tritt, besitzen sie die braune Färbung, welche sie nun wiederum ihrem Aufenthaltsorte möglichst ähnlich macht.

Tafel IV.



Wüstentiere.
Fennek, Springmäuse und Steppenhühner.

Die anderen Lebensbezirke, in denen wir eine gewisse Uniformierung der Tiere nachweisen können, sind entweder nicht in so weiter Ausdehnung gleichmäßig ausgebildet wie die Wüste und die Schneegefilde, oder sie haben eine so vielseitig angepaßte Tierwelt, daß die Tatsache der Uniformierung bei ihnen nicht so auffallend dem Beobachter entgegentritt. Tatsächlich finden wir ja in den Urwäldern ganze Gruppen von Vögeln, deren vorherrschende Farbe grün ist. Und zwar sind grüne Vögel in größerer Anzahl nur in denjenigen Gegenden verbreitet, in denen ein immergrüner Urwald das ganze Jahr hindurch die gleichen Lebensbedingungen darbietet. Wie charakteristisch ist die grüne Farbe zahlreicher Papageien der Tropen, der alten wie der neuen Welt. Sie sind gesellige Vögel, die vielfach in großen Flügen vorkommen, ähnlich den grünen früchtefressenden Baumtauben der indischen Tropen. Tropisch sind auch die vielen grünen oder doch vorwiegend grünen Bienenfresser, Turacos, Buccos.

In den gleichen Gebieten sind die Baumkronen bevölkert von grünen Baumschlangen, giftigen wie ungiftigen. Als Beispiele nenne ich nur die in der Jugend lebhaft grüne Baumviper (Lachesis Wagleri), die ungiftigen, baumbewohnenden amerikanischen Kolubriden aus der Gattung Herpetodryas, die altweltlichen Dendrophis, Dendrelaphis und Chlorophis und die schönen baumbewohnenden Peitschenschlangen, unter ihnen die indischen Dryophis-Arten, die amerikanischen und malayischen Philodryas-Arten. Es sind dies Schlangen aus ganz verschiedenen Gruppen; denn Dryophis und Philodryas sind opisthoglyphe Colubriden usw. Auf dem immergrünen Laub der Urwaldbäume tummeln sich lebhaft grün gefärbte Baumgeckonen im Lichte des Tages und unterscheiden sich dadurch sehr wesentlich von ihren nächtlichen Verwandten. Auch die zahlreichen baumbewohnenden Chamaeleons der afrikanischen Tropen sind blattfarbig und oft sogar im Umriß Blättern und Baumteilen ähnlich. Ihnen schließen sich die grünen Baumfrösche an; nur aus dem betäubenden Konzert, welches sich allnächtlich erhebt, können wir erschließen, in welch ungeheuren Mengen sie die Kronen der Urwaldriesen beleben. Die Vettern Sarasin beschreiben, wie sie auf Celebes einen grünen Laubfrosch auf einem Arumblatt fingen: „wir erwischten ihn leicht, da er sich wegen der Ähnlichkeit seiner Hautfärbung mit derjenigen des Blattes unbeobachtet meinte". Ich brauche kaum an die Fülle grüngefärbter Heuschrecken, Käfer, Raupen und Larven aus allen möglichen Abteilungen des Insektenreiches zu erinnern, von deren besonderen Anpassungen wir ja bald noch merkwürdige Einzelheiten zu berichten haben werden.

Zum Teil sind es die nächsten Verwandten der soeben besprochenen Formen, welche eine grüne Farbe als schützende Anpassung in den Grasfluren der Alpengegenden, der Prärien und Steppen tragen, solange diese Vegetationsgebiete im Frühlingsgrün prangen. Ein Gang über unsere Alpenwiesen im Frühsommer genügt, um zu zeigen, daß auch bei uns eine Farbenanpassung von Tieren an ihre grüne Umgebung nicht selten ist (Farbentafel VI). Alle jene Formen aber, die wir dort beobachten können, die Heuschrecken, die Raupen, die Zikaden und Blattwanzen, die grünen Spinnen, sie alle teilen mit den Pflanzen unserer Breiten die kurze Lebensperiode. Wenn der Herbst das lebhafte Grün der Wiesen dämpft, dann sind auch alle diese Tiere verschwunden und überdauern den Winter in Formen, denen die Natur andere Arten des Schutzes verliehen hat.

Eine letzte Gruppe von gleichmäßig uniformierten Tieren bei denen wir geneigt sind, eine schützende Ähnlichkeit anzunehmen, sind die Nachttiere. Bei Nacht sind ja nach dem Sprichwort alle Katzen grau, aber schon in der Dämmerung ist es für die Tiere ein großer Vorteil, wenn sie eine gleichmäßige, verschwommene, graubraune Färbung besitzen. Vor

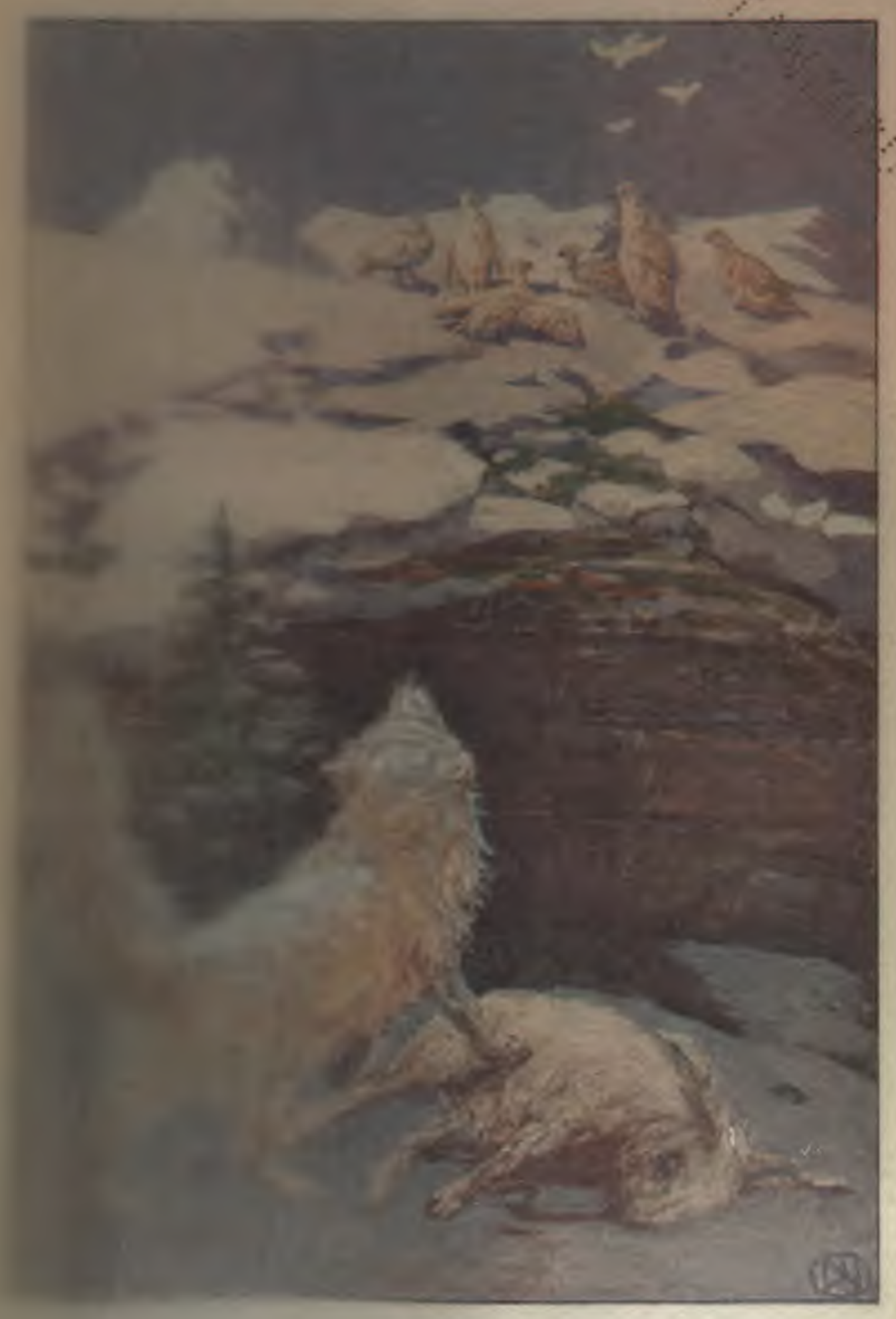
allen Dingen aber wird ihnen eine solche Färbung zum Vorteil, ja vielleicht zur Notwendigkeit, wenn sie bei Tag ruhig und schlafend in ihren Verstecken sich befinden. Meist sind dies ja im Schatten oder Halbdunkel befindliche Örtlichkeiten, an denen die graubraune Fleckung der Oberfläche das Tier vorzüglich vor den Augen seiner Verfolger zu schützen vermag.

Viele nächtliche Nager, Mäuse, Ratten, auch die Fledermäuse, Maulwürfe, Nachtaffen haben ein gleichmäßig, oft eigenartig geflecktes Fell. Es erinnert im Gesamtcharakter an das Gefieder der Eulen und der Nachtschwalben. Und von großem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Tatsache, daß zum Unterschied von den vorhin erwähnten baumbewohnenden grünen und bunten Taggeckonen die Mehrzahl der Geckonen graubraun gefleckte unscheinbare Tiere sind, welche eine ausgesprochen nächtliche Lebensweise führen. Von der Schutzfärbung der nächtlich lebenden Insekten, vor allen Dingen der Nachtschmetterlinge, will ich an dieser Stelle nicht ausführlicher sprechen, weil wir gleich auf dieselbe werden zurückkommen müssen.

Sehr vielfach findet man in den Darstellungen über Schutzfärbung auch die Durchsichtigkeit der Planktonorganismen und anderer Tiere als einen Fall von schützender Ähnlichkeit behandelt. Und tatsächlich wird man geneigt, in manchen Fällen eine derartige Auffassung für richtig zu halten, wenn man am Ufer eines Teiches sich auf der Libellenjagd befindet. Verfolgt man mit dem Insektennetz eine der leichtbeschwingten Wasserjungfern, so kommt es nicht selten vor, daß man das verfolgte Tier plötzlich aus dem Auge verliert. Überlegte Nachforschung zeigt es uns dann nach einiger Zeit an einem Schilfstengel angeklammert. Der schmale Leib wird parallel dem Pflanzenstengel gehalten und ist so kaum sichtbar. Die durchsichtigen Flügel sind in dem glänzenden Sonnenlicht durchsichtig wie Glasblättchen und verraten das Tier seinem Verfolger nicht. Es mag sein, daß auf diese Weise eine Libelle auch einem verfolgenden Vogel entrinnen kann. Ähnliches mag für andere Insekten mit durchsichtigen Flügeln auch gelten, so für die Urwaldschmetterlinge aus der südamerikanischen Unterfamilie der Ithomiinen. Ob wir aber ein Recht haben, die Durchsichtigkeit der Glas- oder Kristalltiere des Ozeans als eine Schutzanpassung aufzufassen, darüber herrschen sehr berechtigte Zweifel. Die Tiere des Planktons, um welche es sich da hauptsächlich handelt, sind in der großen Mehrzahl sehr kleine Tiere und haben solche Tiere als Verfolger, welche in großen Massen das Meerwasser durch besondere Filtrirorgane durchseihen, um den Rückstand, eben die Planktonorganismen, dann herunterzuschlucken (vgl. oben S. 209). Viele dieser sogenannten Kristalltiere haben im Innern ihres durchsichtigen Körpers sehr auffallend gefärbte Organe, deren Sichtbarkeit den Nutzen der Durchsichtig eit illusorisch machen würde.

Mir erscheint es wahrscheinlich, daß eine andere Naturgewalt als bei der schützenden Ähnlichkeit der Landtiere es ist, welche hier in diesem so gleichartigen Lebensbezirk, dem freien Wasser des Ozeans, den Tieren die Gleichartigkeit in der Erscheinung verleiht. Aber wir wollen in diesem Zusammenhang zunächst nur einmal die Tatsache der Ähnlichkeit feststellen. Wir haben ja bei unseren bisherigen Ausführungen stets nur davon gesprochen, daß Tiere ihrer Umgebung ähnlich sein können, und wir haben in den meisten Fällen nur nebenher angedeutet, daß wir es darin mit einer zweckmäßigen Erscheinung zu tun haben. Auch bei der Erörterung der Beispiele, die ich jetzt folgen lassen werde, wollen wir zunächst die Tatsachen unabhängig von der Theorie betrachten.

Wir haben gesehen, daß der gleichmäßige Charakter weiter Gebiete auf der Erde in irgendeinem Zusammenhang stehen muß mit der Farbenähnlichkeit, welche die in solchen



Schneetiere.
[illegible] Schneehase und Schneehühner.

[illegible] Augen [illegible] der wird ihnen eine solche Färbung zum Vorteil, ja vielleicht zur Notwendig-
keit, wenn sie bei Tag ruhig und schlafend in ihren Verstecken sich befinden. Meist sind
[illegible] im Schatten oder Halbdunkel befindliche Örtlichkeiten, an denen die graubraun[illegible]
[illegible] der Oberfläche das Tier vorzüglich vor den Augen seiner Verfolger zu schützen
vermag.

Viele nächtliche Nager, Mäuse, Ratten, auch die Fledermäuse, Maulwürfe, Nachtaffen
haben ein gleichmäßig, oft eigenartig geflecktes Fell. Es erinnert im Gesamtcharakter an
[illegible] Gefieder der Eulen und der Nachtschwalben. Und von großem Interesse ist in diesem
Zusammenhang die Tatsache, daß zum Unterschied von den vorhin erwähnten baumbe-
wohnenden grünen und bunten Taggeckonen die Mehrzahl der Geckonen graubraun gefleckt[illegible]
[illegible] Tiere sind, welche eine ausgesprochen nächtliche Lebensweise führen. Von der
Schutzfärbung der nächtlich lebenden Insekten, vor allen Dingen der Nachtschmetterlinge,
will ich an dieser Stelle nicht ausführlicher sprechen, weil wir gleich auf dieselbe werden
zurückkommen müssen.

Sehr vielfach findet man in den Darstellungen über Schutzfärbung auch die Durch-
sichtigkeit der Planktonorganismen und anderer Tiere als einen Fall von schützender Ähn-
lichkeit behandelt. Und tatsächlich wird man geneigt, in manchen Fällen eine derartige
Auffassung für richtig zu halten, wenn man am Ufer eines Teiches sich auf der Libellen-
jagd befindet. Verfolgt man mit dem Insektennetz eine der leichtbeschwingten Wasser-
jungfern, so kommt es nicht selten vor, daß man das verfolgte Tier plötzlich aus dem Auge
verliert. Überlegte Nachforschung zeigt es uns dann nach einiger Zeit an einem Schilf-
stengel angeklammert. Der schmale Leib wird parallel dem Pflanzenstengel gehalten und
ist so kaum sichtbar. Die durchsichtigen Flügel sind in dem glänzenden Sonnenlicht durch-
sichtig wie Glasblättchen [illegible] verraten das Tier seinem Verfolger nicht. Es mag sein, daß
auf diese Weise eine [illegible] einem verfolgenden Vogel entrinnen kann. Ähnliches
mag für andere [illegible] mit durchsichtigen Flügeln auch gelten, so für die Urwaldschmetter-
linge aus der [illegible] Verwandtschaft der Ithomiinen. Ob wir aber ein Recht
haben, die Durch[illegible] Tiere des Ozeans als eine Schutzanpassung
aufzufassen, [illegible] Die Tiere des Planktons, um welche
es sich da handelt, [illegible] sehr kleine Tiere und haben
solche Tiere [illegible] Meerwasser durch besondere
Filtrierorgane [illegible] Planktonorganismen, dann herunter
[illegible] Kristalltiere haben im Innern
ihres [illegible], deren Sichtbarkeit den Nutzen
der [illegible]

[illegible] Naturgewalt als bei der schützenden
Ähnlichkeit [illegible] so gleichartigen Lebensbezirk, dem
[illegible] in der Erscheinung verleiht. Aber
[illegible] mal die Tatsache der Ähnlichkeit fest-
[illegible] stets nur davon gesprochen,
daß [illegible] wir haben in den meisten Fällen nur
[illegible] mäßigen Erscheinung zu tun haben.
Auch [illegible] lassen werde, wollen wir zunächst
die [illegible]

[illegible] weiter Gebiete auf der Erde in
[illegible] Ähnlichkeit, welche die in solchen

Tafel V.



Schneetiere.
Polarfuchs, Schneehase und Schneehühner.

Gebieten wohnenden Tiere untereinander und mit der vorherrschenden Farbe des betreffenden Gebietes besitzen. Bei der Besprechung der Wüstentiere haben wir auch schon die mehr ins einzelne gehende Ähnlichkeit besprochen, welche manche Heuschreckenarten z. B. in eine ganz enge Beziehung zu dem von ihnen bewohnten kleineren Bezirk der Wüste setzt. Das leitet uns über zu einer Anzahl sehr interessanter Tatsachen, welche zeigen, daß Tiere allen möglichen belebten und unbelebten Gegenständen ihrer Umgebung ähnlich sein können. Es handelt sich dabei nicht mehr ausschließlich um den allgemeinen Farbton, welcher die Körperoberfläche des Tieres bedeckt, sondern um die Verteilung von Farbflecken, welche uns als Zeichnung entgegentreten, um die Struktur der Oberfläche und schließlich um die äußeren Umrisse also die ganze Formerscheinung des Tieres.

Bei vielen Tieren ist die Oberfläche des Körpers von einer derartigen Kombination von farbigen Flecken, Strichen und Binden bedeckt, daß dadurch eine weitgehende Ähnlichkeit mit der Oberfläche eines Steines, mit der Rinde eines Baumes, mit dem Erdboden, verwittertem Holze, grünen oder dürren Blättern, Moos oder Flechten, entsteht. Stets finden wir in der Lebensweise der mit solchen Zeichnungen versehenen Tiere irgendeine Beziehung zu solchen Gegenständen, denen sie ähnlich sehen, ja wir finden sogar, daß die Lebensgewohnheiten der betreffenden Tiere uns auf einen sehr engen Zusammenhang hinweisen.

Zu den auffallendsten und buntesten Erscheinungen in der Natur gehören die Schmetterlinge. Sie verdanken ihre Schönheit der bunten Färbung ihrer Flügelschuppen.

Wie oft kann es uns vorkommen, daß wir beim Stöbern in einem alten Holzhaufen oder wenn wir die Rinde eines Baumes oder einen Zaun absuchen, erschreckt zurückfahren, weil plötzlich ein Schmetterling vor uns auffliegt, den wir vorher nicht beachtet hatten. Viele Nachtschmetterlinge und Motten besitzen in Färbung und Zeichnung, ja bisweilen auch in der Form eine außerordentliche Ähnlichkeit mit der Oberfläche von morschem Holz oder von flechtenbewachsener Rinde. Ein außerordentlich überzeugendes Beispiel stellt unser gewöhnliches Ordensband dar; betrachten wir es bei Tage — und es ist nur ein Zufall, welcher uns auf das Tier stoßen läßt —, so sehen wir es absolut ruhig, schlafend, wie wir sagen, mit dachförmig zusammengelegten Flügeln dasitzen. Es bedarf eines stärkeren Reizes, um das Tier zum Auffliegen zu veranlassen. Im Augenblick, in welchem es davonfliegt, überrascht es uns durch die Entfaltung seiner prachtvoll rotgebänderten Hinterflügel, denen es seinen Namen verdankt. Die Vorderflügel lagen bis dahin wie ein schützendes Blatt über all den Teilen, deren lebhafte Färbung das Tier hätte verraten können. Ähnlich sitzen alle Nachtschmetterlinge, und bei allen ist die etwa vorhandene glänzende Färbung in der Ruhestellung stets verdeckt. Nur die hinteren Flügel, nicht selten auch die Unterseite der Flügel, sind greller gefärbt und oft auffällig gezeichnet.

Kein Naturforscher, welcher über diese Erscheinungen nachgedacht hat, hat versäumt, auf den interessanten Gegensatz hinzuweisen, welcher zwischen Nachtschmetterlingen und Tagschmetterlingen existiert. Die Tagschmetterlinge klappen in der Ruhestellung ihre Flügel nach oben zusammen und tragen sie senkrecht aufgerichtet. Dabei wird also die Oberseite verdeckt, und so sehen wir denn bei diesen Formen die schönen und auffallenden Färbungen fast stets auf die Oberseite beschränkt, während die Unterseite sehr häufig mit unscheinbaren Färbungen und Zeichnungen bedeckt ist, welche sogar vielfach das Tier Gegenständen seiner Umgebung ähnlich machen. Sehr charakteristische Beispiele hierfür bieten zahlreiche Arten aus der einheimischen Gattung Vanessa. Sobald diese leuchtend und schön gefärbten Schmetterlinge, das Tagpfauenauge (Vanessa Jo. L.), der Admiral (Vanessa Atalanta L.),

der Distelfalter (V. cardui L.) und die vielen anderen, sich bei der Flucht niederlassen, sind sie dem Blick des Verfolgers entzogen, weil die schöngefärbten Oberseiten der Flügel nun zusammengeklappt aufeinanderliegen, und weil das Tier sich auf einen Gegenstand niedergelassen hat, welchem die Unterseite seiner Flügel ähnlich ist, also z. B. auf ein Stück Rinde, auf einen zerfressenen Stein, einen Sandhaufen und dergleichen. Nur wenige Tag- und Nachtschmetterlinge machen von dieser Regel eine Ausnahme, so gibt es Tagschmetterlinge, mit unscheinbaren Farben an der Oberseite und glänzenden Farben an der Unterseite, und siehe da, diese Formen haben andere Lebensgewohnheiten als die übrigen Tagschmetterlinge. Beim Niedersitzen klappen sie ihre Flügel nicht nach oben zusammen, sondern halten sie ausgebreitet wie die Nachtschmetterlinge.

Die Ähnlichkeit, welche die Tiere mit Gegenständen ihrer Umgebung besitzen, ist oft eine außerordentlich große. Entsprechend der Lebensweise der Tiere kommt vor allen Dingen Ähnlichkeit mit dem Untergrund oder mit Pflanzenteilen vor. Ein sehr lehrreiches Beispiel der Ähnlichkeit mit dem Untergrund bieten die Heuschreckenarten aus den Gattungen Oedipoda und Psophus dar. Es sind das die bekannten Schnarrheuschrecken, vor denen jeder von uns schon einmal erschreckt zurückgefahren ist. Es sind grauschwarz oder bräunlich gefärbte Heuschrecken, welche beim Auffliegen ein lautes schnarrendes Geräusch hervorbringen, zugleich ihre lebhaft rot oder blau gefärbten Unterflügel entfalten, eine kleine Strecke weit fliegen, um sich dann plötzlich niederzulassen. Es ist außerordentlich schwer, den Ort zu entdecken, auf welchem das Tier sich niedergelassen hat, denn je nach der Gegend, in welcher die Art vorkommt, je nach der Farbe des vorherrschenden Gesteins ist die Färbung aller bei der Ruhestellung sichtbaren Teile des Tieres eine verschiedene. Ja wir können sogar beim Übergang aus einer geologischen Formation in die andere feststellen, daß mit der Änderung der Farbe des Untergrundes auch die betreffende Oedipoda-Art ihre Farbe gewechselt hat. Unter unsern einheimischen Vögeln gibt es eine größere Anzahl von geschützten Arten, welche dem Boden der Heide, dem Moor, dem blätter- und moosbedeckten Waldgrund auffallend ähneln. Lerche, Rebhuhn, Wachtel, Schnepfe und Bekassine sind gute Beispiele hierfür. Noch eigenartiger ist die Anpassung, welche die Rohrdommel z. B. die große (Botaurus stellaris) in Zeichnung und Benehmen an das Vorkommen im Röhricht zeigt. Das Tier ist besonders an seiner Bauchseite gelblich gefärbt, mit parallelen dunklen Streifen, welche es dem dürren Rohr mit seinen Schatten und dunklen Zwischenräumen anpassen. Dazu kommt die eigenartige Gewohnheit des Tieres, bei drohender Gefahr mit steil aufgerichtetem Hals regungslos zu stehen, bis nichts mehr Verdächtiges in seiner Nachbarschaft bemerkbar ist. Der von mir so hochgeschätzte Naturbeobachter W. H. Hudson hat die bei Reihern und Nachtreihern nicht selten vorkommenden ähnlichen Anpassungen bei Ardetta involucris in Argentinien genau studieren können. Er feuerte auf ein Exemplar, das schnell vor ihm davonlief und in ein Binsengestrüpp flüchtete, das sich auf kahlem, durch die Trockenheit erhärtetem Schlammboden erhob. Nach dem Schuß war das Tier verschwunden, er glaubte es getroffen, konnte es aber nicht finden, was bei der Kahlheit der Umgebung sehr verwunderlich war. Plötzlich sah er das Tier dicht neben sich, kaum 20 cm entfernt, steif, starr, senkrecht gestreckt, Kopf und Hals himmelwärts gereckt. Es war nicht möglich zu sehen, wo das regungslose Tier begann und die Binsenumgebung aufhörte, in die es sich hineinpreßte. Es war so starr, daß er es berühren, ihm den Hals biegen konnte, ohne daß es davonflog. Dabei aber drehte es entsprechend seinen Bewegungen immer seinen Körper so, daß es ihm immer die Brustseite zuwandte, die allein jene ausgesprochene Schutzfärbung besitzt. Aufgehoben, flog es in die Luft, setzte sich aber nach einem Flug von 50 m wieder in die Binsen

nieder. Diese Gewohnheiten, welche fast an das Totstellen erinnern, finden wir bei anderen Vögeln mit Schutzfärbung wieder, besonders Steppen- und Wüstenvögeln, denen natürliche Verstecke und Schlupfwinkel fehlen. Von einheimischen Vögeln zeigen Regenpfeifer und Wendehals ähnliche Gewohnheiten, ja sogar der im Grunde genommen auffallend gefärbte Wiedehopf drückt sich mit ausgebreiteten Flügeln an den Boden des Waldes, statt zu fliehen. Am häufigsten finden wir aber solche Instinkte bei brütenden Weibchen und nestflüchtenden jungen Vögeln, sofern sie Schutzfärbung besitzen.

Ähnlichkeit mit dem Untergrund tritt uns überhaupt in der mannigfachsten Form auch als Hilfsmittel für die Erhaltung der Nachkommenschaft entgegen. Bei sehr vielen marinen Tieren und vor allem bei Insekten sind die Eier genau so gefärbt wie die Unterlage, auf welche sie abgelegt oder an welche sie angeheftet werden. So hat Weismann darauf aufmerksam gemacht, daß die Eier von Vanessa levana in Gestalt und Farbe, ja sogar in ihrer Aufreihung zu kleinen Säulchen täuschend den Blütenknospen der Brennesselpflanze, auf der die Raupe lebt, gleichen. Bei den Vögeln tritt uns die interessante Gesetzmäßigkeit entgegen, daß diejenigen Arten, welche offen brüten, Eier legen, welche dem Untergrund, auf welchem sie abgelegt werden, sehr ähnlich sehen, während die Höhlenbrüter weiße Eier legen. Die offen brütenden Wasser- und Stelzvögel, vor allem die am Boden brütenden Formen, haben alle Eier, deren Schale mit feinen Flecken und Streifen so gesprenkelt ist, welche vielfach auch eine derartige Grundfarbe haben, daß sie sich von dem Fels-, Sand- oder Kiesboden, in dem das primitive Nest angelegt ist, kaum abheben. In einer Brutkolonie von Möven oder Seeschwalben ist es schwer, das Zertreten von Gelegen zu vermeiden, so unerkennbar sind sie für das ungeübte Auge. Und wieviel schwerer ist dies bei den Gelegen von Kiebitzen, Schnepfen, Brachvögeln in Moor und Heide, von Strandläufern und Regenpfeifern auf den kiesigen Inseln der Flüsse und Seen. Die Eier der Regenpfeifer ähneln oft den Kieselsteinen, zwischen denen sie liegen, so sehr, daß man stundenlang an einer bekannten Stelle nach einem bekannten Nest suchen kann, ohne es zu finden. Alle Moorbrüter haben relativ dunkle, alle Sand- und Kiesbrüter helle Eier, deren Fleckung den Farben und Schatten der Umgebung entspricht. Auch die Rebhühner und verwandte Formen, das Auer- und Birkwild, Fasanen, ferner Wachteln, Lerchen und viele Singvögel haben Eier mit Schutzfarbe. Dagegen die höhlenbrütenden Spechte, Hohltauben, die Mehl- und die Uferschwalbe, die Papageien, die Nashornvögel, die Eisvögel und Bienenfresser (Meropidae), Wiedehopfe, Trogons, Eulen usw. haben alle weiße Eier. Ebenso haben sehr wehrhafte Vögel, wie die Raubvögel, ferner solche, die in großen Scharen brüten und relativ wehrhaft sind, wie Ibisse und Flamingos, helle oder sogar weiße Eier.

Wie wichtig für offenbrütende Vögel der Schutz durch die Farbe des Eies sein muß, können wir ermessen, wenn wir der Menge der Eierräuber gedenken, die wir früher besprachen und deren gefährlichste Vertreter zu den gutsehenden Gruppen der Tiere, den Vögeln und Säugetieren, gehören. Manche Ornithologen sind übrigens der Ansicht, daß auch die weiße Farbe der Eier der Höhlenbrüter eine zweckmäßige Eigenschaft derselben ist. In den düsteren Höhlen werden sie mit ihrer weißen Oberfläche das geringe Licht reflektieren und daher weniger leicht von der brütenden Mutter bei der Rückkehr ins Nest zerdrückt werden. So erklärt es sich vielleicht, daß die Eier einiger Vogelgattungen sekundär durch einen weißen Überzug über die farbige Schale wieder weiß geworden sind, das ist z. B. der Fall bei dem Lund oder Larventaucher, auch Papageitaucher genannt (Fratercula (Mormon) arabica), der zwar unter Lummen und Alken brütet, sich aber von ihnen dadurch sehr unterscheidet, daß er Bruthöhlen wie Kaninchengänge gräbt. Hier müssen

wir also annehmen, daß die Sitte in Löchern zu brüten, erst neuerlich von dem Tier angenommen ist.



Abb. 336. Flechtenkäfer. Lithinus nigricristatus aus Madagaskar. Zwei Exemplare auf einem flechtenbewachsenen Ästchen. Daneben ein isoliertes Individuum. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Für die Erhaltung der Art spielt es unzweifelhaft eine große Rolle, daß bei vielen Vögeln die Weibchen, die eiertragend, brütend und die Jungen pflegend, viel wichtigere Aufgaben zu erfüllen haben als die Männchen, durch Schutzfärbung vor diesen oft bevorzugt sind. Ich erinnere nur an die vielen Hühnervögel, Fasanen, Pfauen, Glanzhühner usw., deren Männchen allein die auffallenden Schmuckfarben besitzen, während die Weibchen alle jene Nuancen der Anpassung an die Umgebung aufweisen, die wir als Ähnlichkeit mit Wüsten-, Sand-, Stein-, Moorboden usw. kennen gelernt haben. Welch drastische Beispiele hierfür bieten uns die Paradiesvögel, die Kolibris und viele andere. Es ist sehr wichtig für die Deutung dieser Erscheinung, daß bei Vögeln, bei denen in der Erfüllung der Lebensaufgaben Männchen und Weibchen einen Teil ihrer Rollen vertauscht haben, auch die Schutzfärbung dem brütenden Teil zugefallen ist. Bei Mornells Regenpfeifer (Eudromias morinellus) z. B. der im hohen Norden und gelegentlich auf unseren Gebirgen (Riesengebirge) brütet, überläßt das Weibchen dem Männchen das Brutgeschäft. Die Art repräsentiert auch den einzigen Fall unter den Limikolen, in denen das Weibchen lebhafter, das Männchen matt gefärbt ist.

Ähnlich wie die Mutter, so sind bei vielen Vögeln, besonders bei Nestflüchtern, die jungen Tiere mit Schutzfärbung versehen. Es gibt keine besseren Beispiele hierfür als unsere jungen Kiebitze und Brachvögel, die man oft stundenlang im Moor piepen hören kann, ohne daß es gelingt, die im Umkreis von wenigen Metern sich aufhaltenden Tierchen zu finden.

Auch bei vielen Vögeln, deren Männchen auffallendes Schmuckgefieder tragen, legen sie dies erst mit dem Erreichen der Geschlechtsreife an und sind bis dahin in das gleiche Schutzkleid wie die Mutter gehüllt; das ist z. B. bei den Paradiesvögeln oft der Fall.

Bei den Schmetterlingen mit Geschlechtsdimorphismus kommt es ebenso vor, daß die Weibchen durch unscheinbare Färbung bevorzugt sind. Wir werden aber unten sehen, daß ein anderer Weg, der noch eigenartiger ist, bei den Faltern oft eingeschlagen ist, um das Weibchen in höherem Maße als das Männchen zu schützen.

Eine der verbreitetsten sogenannten Schutzfärbungen ist diejenige, welche die Tiere einer flechtenbewachsenen Rinde ähnlich macht. Das bekannteste Beispiel für diese Form der Anpassung stellt ein madagassischer Käfer dar, welcher durch Fortsätze an seinen Flügeldecken und durch eigenartige Tupfen und Flecken den Flechten so ähnlich wird, daß es selbst im aufgestellten Präparat schwer ist, das Tier zu entdecken (Abb. 336). Wir brauchen aber nicht so weit zu suchen, in unserer Heimat in Deutschland haben wir eine ganze Anzahl ähnlich angepaßter

Insekten und Spinnen, vor allen Dingen sind zahlreiche Nachtschmetterlinge und Motten in dieser Weise geschützt. Wiederholt habe ich in der Umgebung von München eine Spinne (wahrscheinlich die Thomiside Philodromus magaritatus) beobachtet, welche ich nur auf Flechten fand, und welche denselben so ähnlich ist, daß ich sie erst entdeckte, als ich die Flechten abriß, um unter ihnen nach Insektenlarven zu suchen. Bei solchen Tieren wirken mit der Farbe die Struktur der Oberfläche, vielfach die Umrisse des Körpers, Höcker, Fortsätze usw. mit, um die Ähnlichkeit mit der Umgebung zu einer täuschenden zu machen.



Abb. 337. Javanischer Rindengecko. Ptychozoon homalocephalum Kuhl. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Diese Form der Anpassung ist aber nicht etwa nur auf Insekten beschränkt, in den Tropen kennen wir eine ganze Anzahl von Laubfröschen, Eidechsen und Schlangen, welche flechtenbewachsenen Rinden gleichen. Von den Laubfröschen nenne ich nur Hyla versicolor, von Eidechsen die Rindengeckonen, wie z. B. Ptychozoon (Abb. 337) und Uroplates, von Schlangen Telotornis und Oxybelis acuminatus. Bei vielen von diesen Formen ist die schützende Ähnlichkeit hauptsächlich bei Tage wirksam, dann sitzen die Tiere vollkommen ruhig auf der Oberfläche der Rinde. Das gilt z. B. auch von dem eigenartigen Flattermaki, von Nachtaffen und manchen kleinen Säugern.

Eine ähnliche Form der Anpassung finden wir auch bei Meerestieren, indem z. B. Fische und Crustaceen sehr häufig in der Zeichnung ihrer Oberfläche dem Sandgrunde, Stein- oder Felsenboden, den Korallenstöcken oder sonstigen am Boden des Meeres angewachsenen Organismen gleichen. Eines der reizvollsten Beispiele bietet eine kleine Krabbe (Zebrida adamsi Wh.), welche sich stets zwischen den schwarz und weiß geringelten Stacheln eines Seeigels aufhält; sie zeigt an ihrem ganzen Körper die gleiche schwarzweiße Bänderung,



Abb. 338. Streifenanpassung der Krabbe Zobrida Adamsi White auf dem Seeigel Toxopneustes elegans Dod. Verkl. 1/2.

wie die Seeigelstacheln, wobei die Bänder ohne Rücksicht auf die Anatomie über Körper und Beine sich erstrecken. Durch diese Anordnung ist das Tier, solange es sich ruhig verhält, vollkommen unerkennbar (Abb. 338). Gewisse Krabben, welche stets auf Korallenriffen vorkommen (Arten von Actaea, Carpilodes, Oreophorus, Parthenope usw.), sind den Ästen der Korallenstöcke bzw. deren Oberfläche in der Struktur ihrer Oberfläche so ähnlich, daß sie selbst von dem geübten Forscher und Sammler nicht von ihrem Aufenthaltsort unterschieden werden können.

Diese Fälle leiten uns über zur Betrachtung derjenigen Insekten, welche Pflanzenteilen nicht nur in Färbung und Zeichnung, sondern auch im äußeren Umriß ihres Körpers sehr ähnlich sind. Das überraschendste Beispiel hierfür bieten die sogenannten Stab- und Blattheuschrecken (Phasmiden) dar. Es sind das Formen, die vor allem in den Tropen verbreitet sind. Es gibt kleine und große Arten, solche mit relativ einfachen Körperumrissen und solche mit sehr komplizierten Anhängen, Fortsätzen, Zeichnungen, Flecken, Streifen usw. Sieht man die Tiere bei uns in einer Sammlung aufgestellt, so scheinen sie einem die auffallendsten Tiere zu sein, denen man überhaupt begegnen kann. Und dennoch kann man einem Baum oder Strauch gegenüberstehen, auf welchem Hunderte dieser Tiere sich befinden, ohne ihrer auch nur eines wahrzunehmen. Wir verstehen dies, wenn wir die einzelne Form im Zusammenhang mit ihrer natürlichen Umgebung betrachten. Alle jene merkwürdigen und auffallenden Körperformen, welche für unser Auge das Tier so bizarr erscheinen lassen, sind irgendwelchen Gegenständen in der natürlichen Umgebung des betreffenden Tieres ähnlich. Sehen wir einmal die gewöhnliche südeuropäische Stabheuschrecke an, (Bacillus rossii), so erkennen wir ohne weiteres die große Ähnlichkeit mit den Sprossen einer Ginsterpflanze oder eines Besenstrauchs. Und diese Ähnlichkeit wird noch dadurch erhöht, daß grüne und gelbe Exemplare der gleichen Art vorkommen, von denen die einen den frischen, die anderen den welken Sprossen dieser Pflanzen ähnlich sehen. Man möchte die von dieser Art geleistete Nachahmung für eine wahre Stümperei erklären, wenn man sie etwa mit einer der großen tropischen Stabheuschrecken vergleicht. Bei einer solchen kann der Körper einem knorrigen, dornigen Zweig gleichen, an welchem abgebrochene Seitenästchen, Blattstummel, Pilzflecken usw. vorgetäuscht erscheinen. Aber in beiden Fällen ist das gleiche Resultat erreicht, jeweils ist das Tier der Umgebung ähnlich, in welcher es normalerweise lebt.

Unter unsern einheimischen Tieren sind es hauptsächlich Raupen von Schmetterlingen, welche in ihrer Körperform, in Farbe und Zeichnung vielfach an tote und lebende Ästchen von Pflanzen erinnern. Schon die Raupen der Satyriden, der sogenannten Grasfalter, welche an Gräsern weiden, sind meist grasgrün gefärbt und entsprechen mit ihrer Längs-



streifung den Formen der Graspflanzen sowie den im Grasdickicht herrschenden Licht- und Schattenverhältnissen (Abb. auf Taf. VI). Nicht wenige Spannerraupen gleichen grünen oder dürren Zweigen. Diese Ähnlichkeit wird vielfach durch Knötchen und Fortsätze am Körper, welche fast wie Knospen und Blattansätze aussehen, und besonders durch das Benehmen der Tiere gesteigert. Ein bekanntes Beispiel ist die Raupe des Birkenspanners, die, wenn sie sich nur mit den Afterfüßen anklammert und ihren Körper starr und unbeweglich in die Höhe reckt, vollkommen wie ein Birkenästchen aussieht. Eulen und Spanner ähneln auch als fertige Schmetterlinge durch die Farbe und Struktur ihrer Flügel und durch den gesamten Umriß ihres Körpers in auffallender Weise kleinen dürren Holzstückchen, so Xylina vetusta, welche bald auf Rinden, bald zwischen dürrem Laub mit zusammengerollten Flügeln sitzend, selbst erfahrene Schmetterlingssammler zu täuschen vermag. Die Zikaden, so z. B. unsere einheimische Dornzikade und noch mehr manche tropische Formen sehen oft in der täuschendsten Weise einem Dorn oder einer Gruppe von Dornen gleich (vgl. Abb. 342).

Abb. 339. Drei Exemplare der Stabheuschrecke Dexippus morosus. Nat. Größe. Nach dem Leben.

Schon seit langer Zeit hat die Ähnlichkeit von Insekten mit Blättern die Aufmerksamkeit der Forscher ganz besonders auf sich gezogen. In den Tropen gibt es eine ganze Anzahl von Heuschreckenarten, welche in einer geradezu verblüffenden Weise an frische Blätter von Sträuchern und Bäumen erinnern. Die Ähnlichkeit kann auf zwei verschiedenen Wegen erreicht sein. Die eine Gruppe von Formen sieht blattähnlich aus, wenn man das Tier von der Seite anblickt. In steilem Winkel sind bei solchen Formen die Flügeldecken der beiden Seiten zusammengeneigt, indem sie den ganzen Körper verdecken. Beide Flügeldecken zeigen nun von außen nicht nur die Farbe und den Umriß von grünen Blättern, sondern die Adern des Flügels ahmen auch in einer täuschenden Weise die Nervatur eines Blattes nach (Abb. 345, 346, 347). Bei den sogenannten wandelnden Blättern, den Arten der Gattung Phyllium und ihren Verwandten bietet der ganze Körper von oben gesehen, den Anblick eines Blattes dar. Bei diesen Formen sehen die flügellosen Larven (Abb. 344) einem Blatt noch viel ähnlicher als die mit Flügeln versehenen Stadien (Abb. 343). Bei beiden Typen von Blattheuschrecken finden wir nun außer der allgemeinen grünen und gelben Färbung, außer der Ausbildung der Nervatur, noch Flecken und Zeichnungen

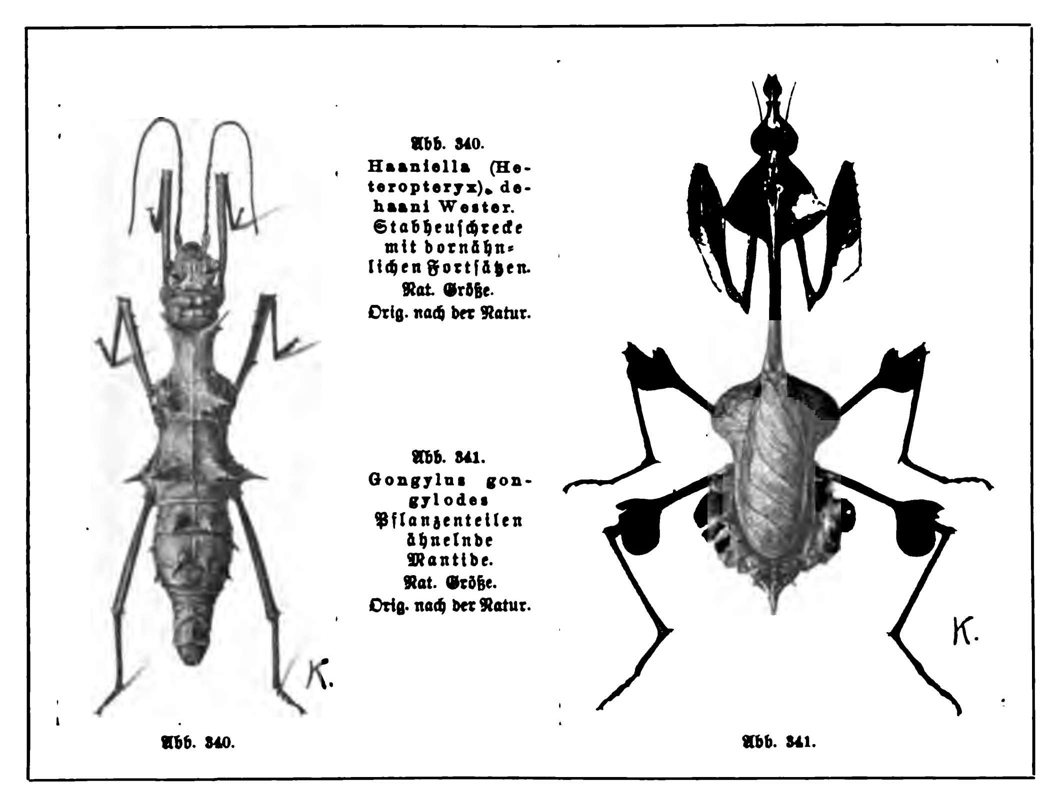


Abb. 340. Haaniella (Heteropteryx) dehaani Wester. Stabheuschrecke mit dornähnlichen Fortsätzen. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Abb. 341. Gongylus gongylodes Pflanzenteilen ähnelnde Mantide. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

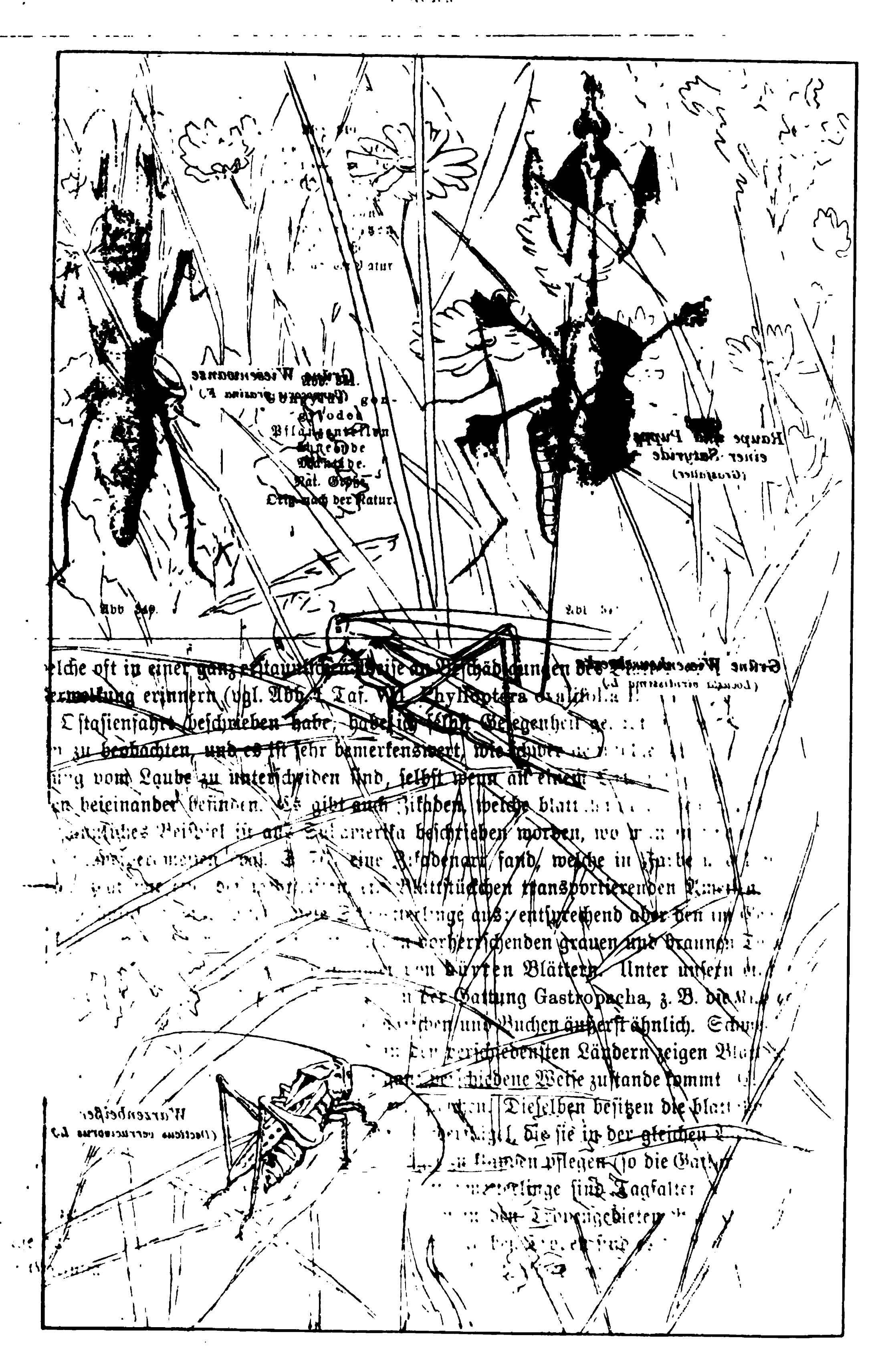
vor, welche oft in einer ganz erstaunlichen Weise an Beschädigungen des Blattes, an Pilzflecken und Verwelkung erinnern (vgl. Abb. 1 Taf. VII, Phylloptera ovalifolia Burm.). Wie ich in meiner Ostasienfahrt beschrieben habe, habe ich selbst Gelegenheit gehabt, solche Blattheuschrecken zu beobachten, und es ist sehr bemerkenswert, wie schwer sie infolge ihrer langsamen Bewegung vom Laube zu unterscheiden sind, selbst wenn an einem Orte sich große Zahlen derselben beieinander befinden. Es gibt auch Zikaden, welche blattähnlich aussehen, und ein ganz erstaunliches Beispiel ist aus Südamerika beschrieben worden, wo man in einem Zuge der Blattschneiderameisen (vgl. S. 76) eine Zikadenart fand, welche in Farbe und Umriß genau aussieht wie eine der wehrhaften, ein Blattstückchen transportierenden Ameisen.

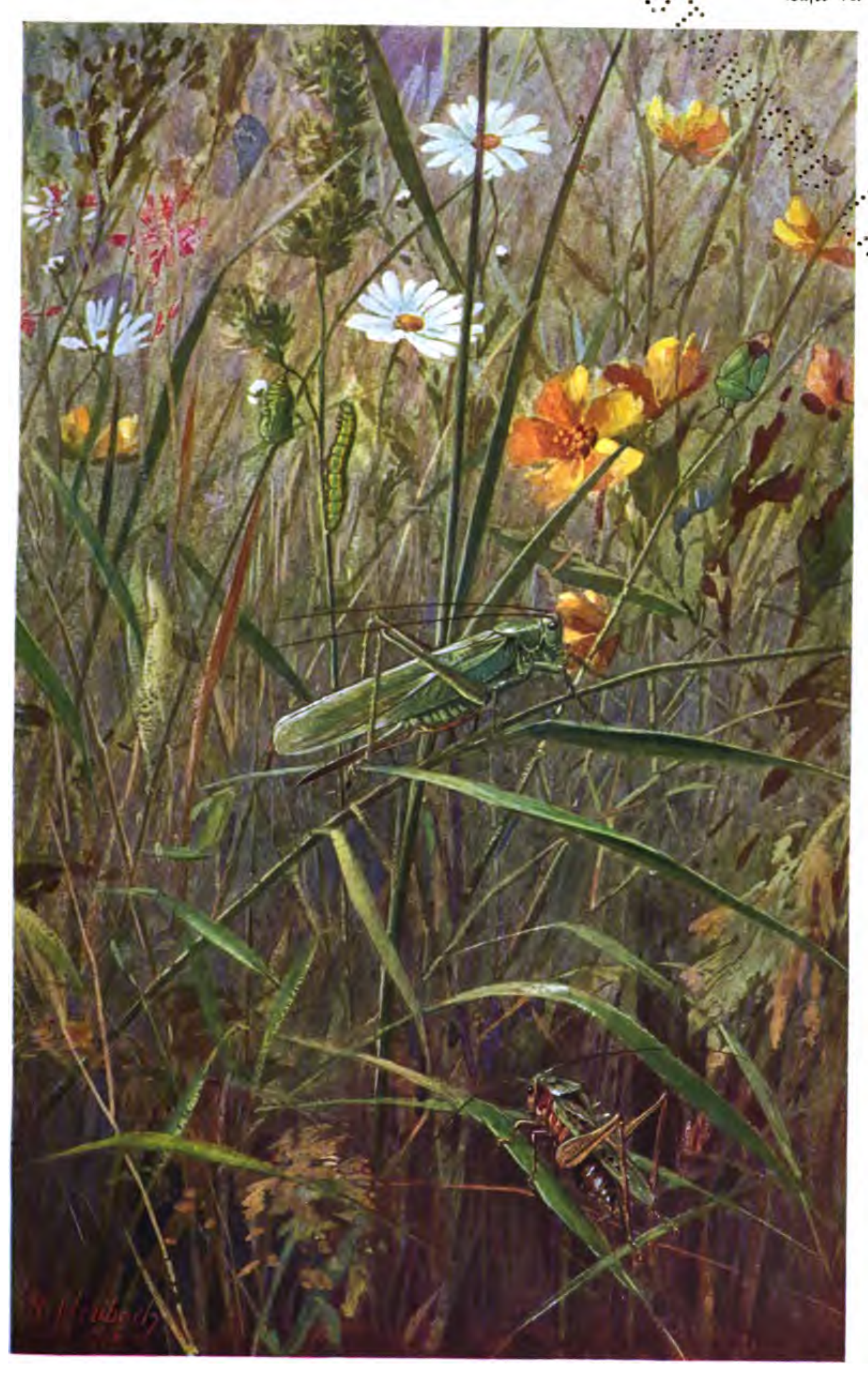
Blattähnlich sehen auch sehr viele Schmetterlinge aus; entsprechend aber den im Gegensatz zu den Heuschrecken bei den Schmetterlingen vorherrschenden grauen und braunen Tönen, sind die Blattschmetterlinge meist Nachahmer von dürren Blättern. Unter unsern einheimischen Schmetterlingen sind z. B. einige Arten der Gattung Gastropacha, z. B. die Kupferglucke (G. quercifolia L.), dürren Blättern von Eichen und Buchen äußerst ähnlich. Schmetterlinge aus den verschiedensten Gruppen und in den verschiedensten Ländern zeigen Blattähnlichkeit, die wie bei den Blattheuschrecken auf ganz verschiedene Weise zustande kommt. Es gibt z. B. Nachtschmetterlinge, welche dürren Blättern gleichen. Dieselben besitzen die blattähnliche Färbung und Zeichnung auf der Oberseite der Vorderflügel, die sie in der gleichen Weise wie die andern Nachtschmetterlinge über die Hinterflügel zu klappen pflegen (so die Gattung Phyllodes (Taf. VII Abb. 6)). Die bekanntesten Blattschmetterlinge sind Tagfalter, und es ist ganz interessant, daß in den verschiedenen Erdteilen in den Tropengebieten Blattschmetterlinge aus verschiedenen Familien existieren. In den östlichen Tropen sind es die Angehörigen der Gattung Kallima (Taf. VII Abb. 2—4), auf welche Wallace zuerst die Aufmerksamkeit



Doflein u. Hesse

Zu Tafel VI





Grastiere.

gelenkt hat, und welche zum Teil ganz verblüffende Blattnachahmungen auf der Unterseite ihrer in Ruhestellung zusammengeklappten Flügel zeigen. In Südamerika ist der gleiche Effekt bei der artenreichen Gattung Anaea in vielen Varianten vertreten (Taf. VII Abb. 5). Alle diese Tagschmetterlinge sind auf der Oberseite der Flügel bunt und relativ auffallend gefärbt. In der Ruhestellung erinnert der Gesamtumriß der zusammengeklappten Flügel sehr an ein Blatt, wobei sogar noch durch einen spornartigen Fortsatz am Hinterflügel ein Blattstiel vorgetäuscht wird. Das Tier sitzt in der Ruhestellung so, daß der scheinbare Stiel aus einem Ästchen der Pflanze, die der Schmetterling als Ruhesitz erkoren hat, hervorzuwachsen scheint. Von dem Stiel aus geht bei vielen Arten ein deutlicher brauner Streifen durch die Mitte des Hinterflügels und mehr

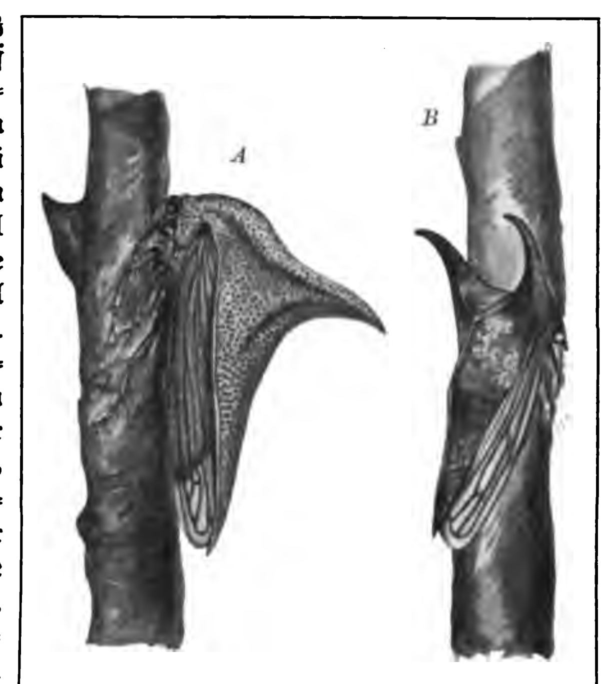


Abb. 342. Auf Dornsträuchern lebende brasilianische Cikaden. *A* Umbolia pyramidalis, Vergr. 3 mal; *B* Hemiptera punctata, Vergr. $2^1/_2$ mal. Orig. nach Exemplaren des Freiburger Instituts.

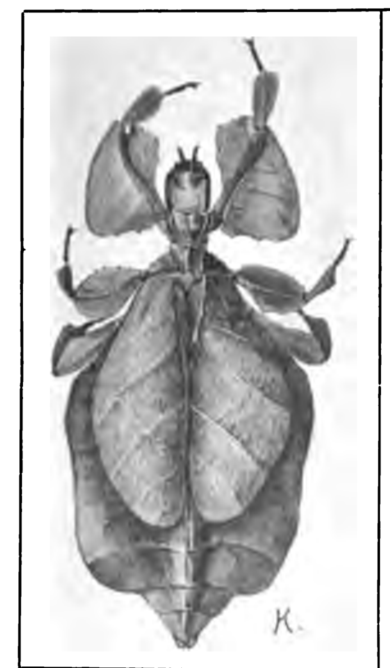


Abb. 343. Wandelndes Blatt. Erwachsenes Exemplar von Phyllium. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.



Abb. 344. Wandelnde Blätter. Zwei Larven von Phyllium auf einem beblätterten Zweig. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

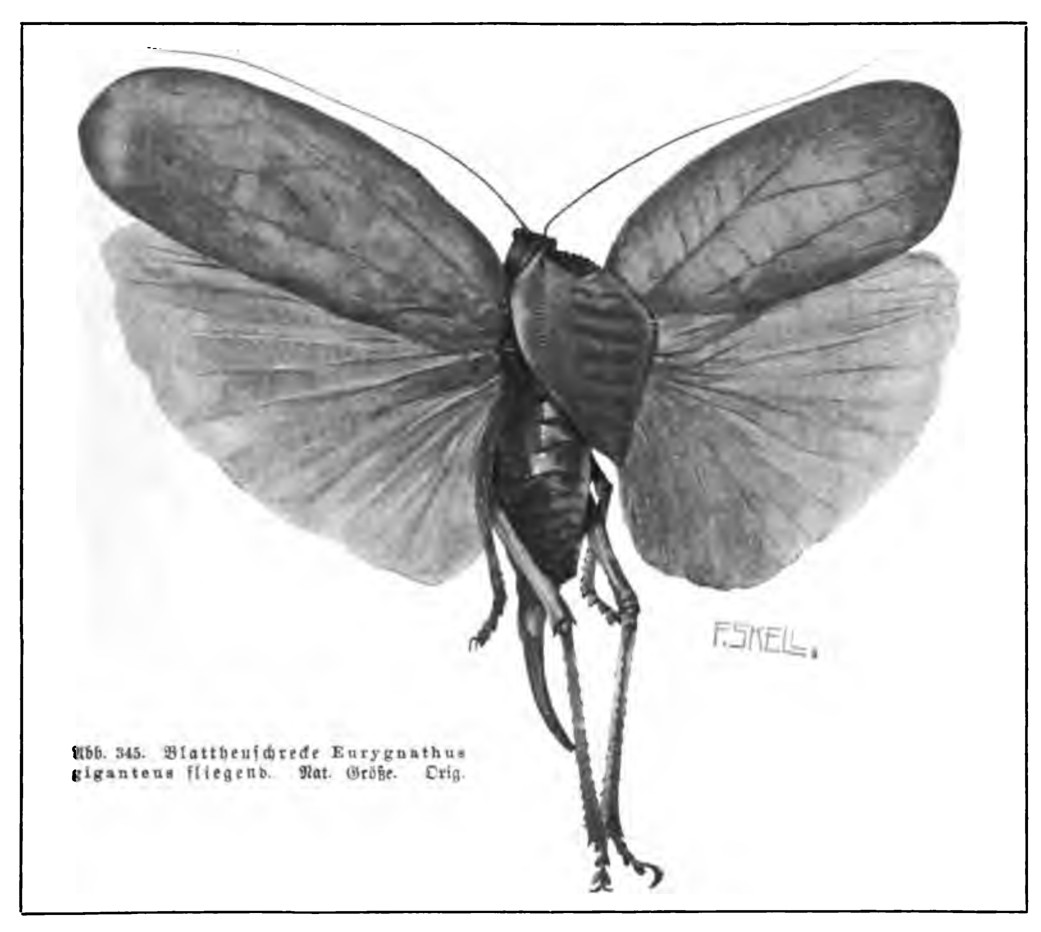


Abb. 345. Blattheuschrecke Eurygnathus giganteus fliegend. Nat. Größe. Orig.

oder weniger weit gegen die Spitze des Vorderflügels hin. Er täuscht die Mittelrippe eines Blattes vor, und diese Täuschung wird noch dadurch erhöht, daß von ihm aus in spitzem Winkel nach vorn Strichzeichnungen abzweigen, welche genau so angeordnet sind, wie die Seitenrippen eines Blattes (Taf. VII Abb. 2 u. 4). Zwischen diesen Zeichnungen finden sich vielfach hellere und dunklere Flecken, die wie Narben, Spuren des Wachstums von Rost- oder Schimmelpilzen aussehen. Helle Stellen erinnern uns direkt an Fraßspuren von Blattwespenlarven. Die einzelnen Arten der verschiedenen Gattungen zeigen uns eine Fülle von Ausbildungsstufen, in denen bald eine nur oberflächliche Ähnlichkeit mit einem toten Blatt, bald aber die täuschendste Nachahmung mit einem ganz bestimmten Blatt gegeben ist. Alle diese Formen sind in bezug auf die Zeichnung der Unterseite sehr variabel, während die Färbung der Oberseite viel konstanter ist. So sind von der indischen Blattschmetterlingsart Kallima parallecta fünf Varietäten bekannt, bei denen die Oberseite vollkommen gleich ist, während die Unterschiede der Varietäten auf der Art und Weise beruhen, in welcher die Blattähnlichkeit der Unterseite herbeigeführt ist. Für einzelne der Blattschmetterlinge ist es bekannt, daß sie sich immer unten an den Ästen von Sträuchern, wo auch normalerweise dürre Blätter sitzen, niederlassen. Ich konnte selbst bei einer Schmetterlingsart in Ceylon, die nur in ganz oberflächlicher Weise an ein Blatt erinnert (Precis iphita Fabr.), beobachten, daß sie bei Verfolgung nicht in die Weite fliegt wie die andern Tagschmetterlingsarten, sondern in die Tiefe des Gebüsches taucht und dort regungslos verharrt. Das entspricht genau der Schil-

derung, die Wallace von dem Benehmen von Kallima gegeben hat, die offenbar vor den Augen des Verfolgers oft ganz plötzlich in einer gleichsam rätselhaften Weise verschwindet.

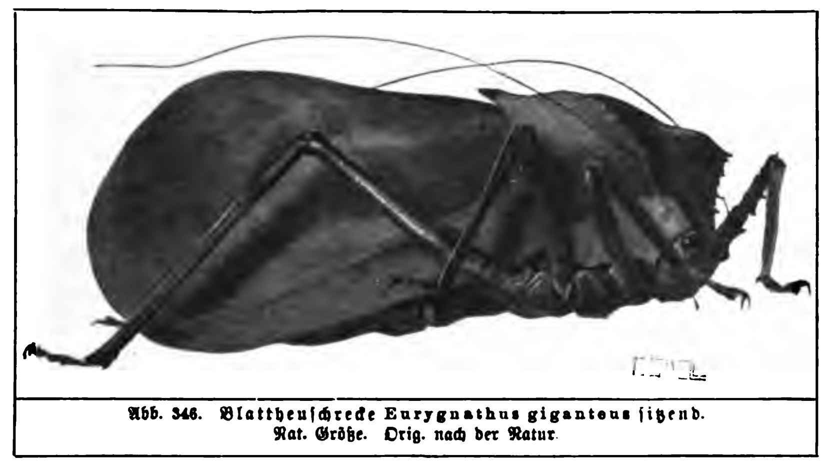


Abb. 346. Blattheuschrecke Eurygnathus giganteus sitzend. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Nachahmung von Pflanzenteilen ist auch bei Meerestieren verbreitet, und zwar sowohl bei Crustaceen als auch bei Fischen. Die Region der Tange wird vielfach von Krabben bewohnt, welche nicht nur in der dunkel olivegrünen Färbung, oft auch in den Umrissen, sondern auch in dem matten öligen Glanz der Oberfläche den Tangen ähnlich sind, so vor allem die westamerikanischen Arten der Gattung Epialtus (E. productus Rand.), die ich viel in den großen Tangwiesen der Kalifornischen Küste fand. In Japan hatte ich Gelegenheit, eine kleine Krabbe zu beobachten, welche schon Döderlein als Beispiel von Pflanzennachahmung beschrieben hatte. Es ist dies Huenia proteus d. H., die ihren Artnamen dem Umstand verdankt, daß alle Individuen in den äußeren Körperumrissen voneinander etwas verschieden sind. Damit gleichen sie in sehr zweckmäßiger Weise der Algenform, auf welcher sie zu sitzen und zu weiden pflegen, und mit der sie auch in der Farbe übereinstimmen. (Abb. 348). Unter den Fischen sind die bekanntesten Fälle von Pflanzennachahmung in der Ordnung der Büschelkiemer enthalten. Viele Seepferdchen und Seenadeln sind nicht nur tangähnlich gefärbt, sondern erinnern auch in den Körperumrissen, die vielfach durch Anhänge kompliziert sind, an die



Abb. 347. Blattheuschrecke Phylloptera ovalifolia auf Blättern sitzend. Südamerika. Verkl. $^{2}/_{3}$. Orig. nach der Natur.

Gewächse, an die sie sich anzuklammern lieben. Es gilt dies ganz besonders für eine Hippokampidenform der australischen Meere (Phyllopteryx), deren Tangähnlichkeit ihr den deutschen Namen des Fetzenfisches eingetragen hat. In dem Sargassokraut des Ozeans leben kleine Fische aus der Gattung Antennarius, die durch Färbung und Körperanhänge ebenfalls ihrem Aufenthaltsort sehr innig angepaßt sind.

Wir haben bisher immer ohne weiteres angenommen, daß die Ähnlichkeit der besprochenen Tiere mit der Farbe oder Form ihrer Umgebung einen Nutzen für sie haben müsse. Wir werden später noch auf die Gründe zurückkommen, welche eine derartige Deutung sehr naheliegend erscheinen lassen. Nun gibt es aber außer demjenigen Nutzen, welcher in dem Schutz vor Feinden beruht, einen anderen Vorteil, den die Ähnlichkeit mit der Umgebung dem Tier verschaffen kann, einen Vorteil, der uns auch in dem früheren Kapitel über die Ernährung der Tiere hätte beschäftigen können. Wir haben schon damals (S. 234) erörtert, daß bei festsitzenden Tieren grelle Färbung oder Leuchtorgane als Anlockungsmittel dienen können, um Beutetiere gleichsam in die Falle zu locken. Damals schon bezeichneten wir die Spinnentiere und die Gespensterheuschrecken (Mantiden) als diejenigen Landtiere, die uns in ihrer Lebensweise am meisten an die, sonst fast ausschließlich wasserbewohnenden, festsitzenden Tiere erinnern. Gerade unter diesen beiden Gruppen gibt es nun eine Anzahl von tropischen Vertretern, welche durch auffallende bunte Farben ausgezeichnet sind. Wenn man eine grell gefärbte tropische Radspinne in der Mitte ihres Netzes sitzen sieht, ganz im Gegensatz zu jenen andern Spinnen, die sich ängstlich in Verstecken abseits von ihren Netzen aufhalten, so wird man unwillkürlich auf den Gedanken gebracht, daß sie eventuell Insekten anlocken könnten, die durch die Ähnlichkeit ihrer Farbe mit Blütenfarben getäuscht würden. Es sind mir genaue Beobachtungen über diesen Punkt nicht bekannt. Ich füge aber an dieser Stelle die Beschreibung einer Spinnenart an, welche zwar nicht durch grelle Farben, aber durch die Ähnlichkeit mit Vogelkot Insekten anlockt. Es gibt ja eine ganze Anzahl von Insekten, die Vogelkot ähnlich sehen: ich erinnere nur an die auf S. 41 abgebildeten Larven der Käfergattung Chrysomela. Auch für Raupen von Schmetterlingen und Imagines von Kleinschmetterlingen gibt es Beobachtungen dieser Art, so nach de Geer für die Raupe von Platypteryx lacertinaria L.,



Abb. 348. Vier Exemplare der Krabbe Huenia proteus d. H. auf Algenstöcken der Gattung Halimeda. Nat. Größe. Orig. nach der Natur mit Benutzung einer Skizze von Borradaile.



W. Engels pinx.

Blattinsekten.

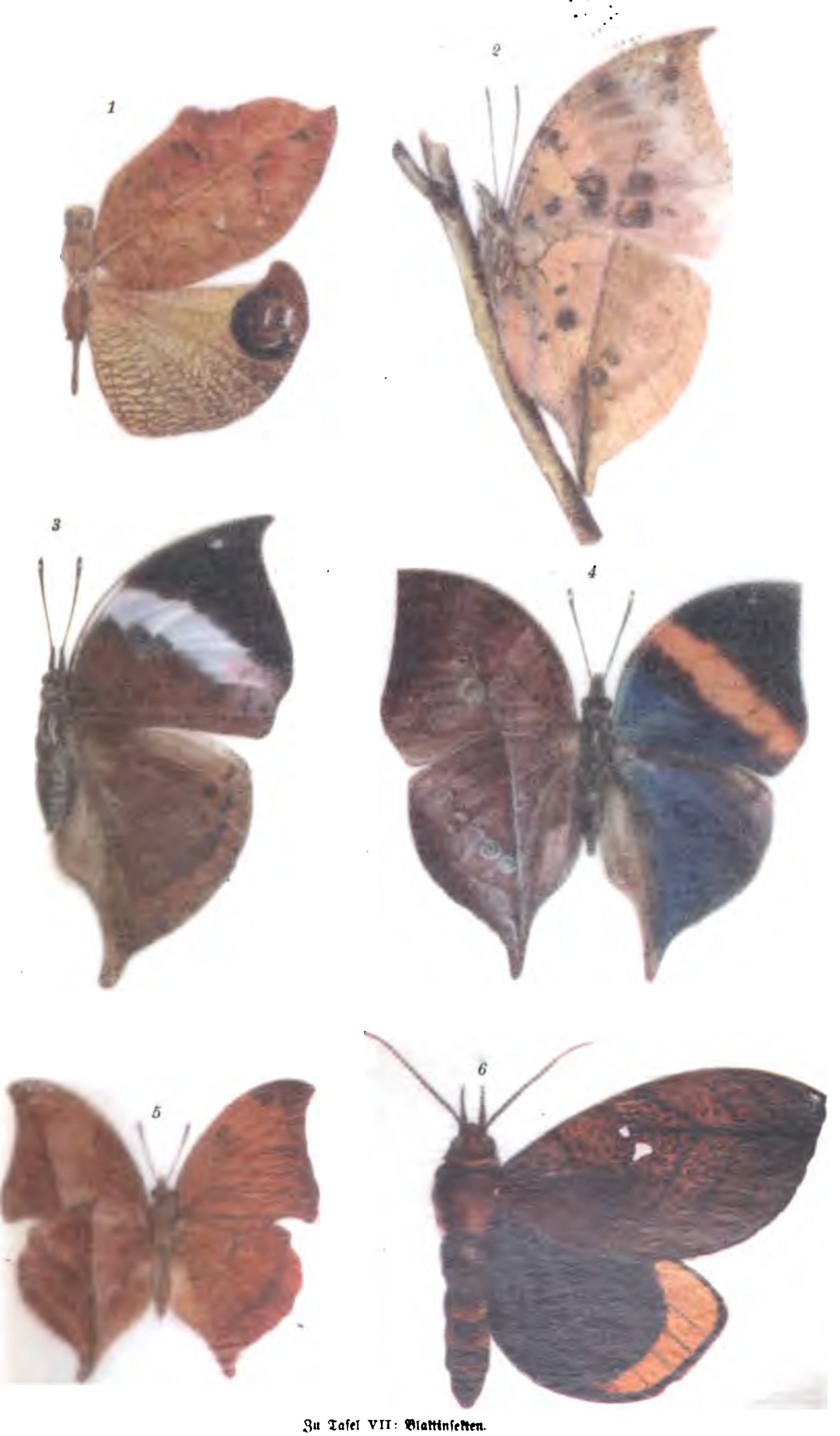


Abb. 350. Die Gottesanbeterin, *Mantis religiosa* L., mit ihrem unter einem Stück Rinde verborgenen Eikokon. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

zum Rande herunterläuft. Die Spinne gehört zur Familie der Thomisiden, mit dickem, warzigem Körper und vorstehendem Hinterleibe, und ist im allgemeinen von weißer Farbe. Die Unterseite, welche frei daliegt, ist von reinem Kalkweiß, während die unteren Teile ihres ersten und zweiten Beinpaares und ein Punkt am Kopfe und am Hinterleibe kohlschwarz sind.

Diese Art macht kein gewöhnliches Gespinst, sondern webt nur auf der Oberseite eines vorstehenden dunkelgrünen Blattes ein unregelmäßig gestaltetes Häutchen von der feinsten Textur, welches sie gegen den unteren Rand des Blattes in einem schmalen Streifen mit etwas verdicktem Ende ausdehnt. Dann legt sich die Spinne auf dem unregelmäßigen Gespinst, das ich beschrieben habe, auf den Rücken, hält sich in dieser Lage dadurch fest, daß sie einige starke Dornen an ihren Vorderschenkeln unter das Häutchen schiebt und kreuzt die Beine über der Brust.

So simuliert sie mit dem weißen Hinterleib und den schwarzen Beinen, den dunkeln Zentralteil des Exkrements, und das dünne, gewebte Häutchen, welches sie umgibt, stellt den vertrockneten flüssigen Anteil dar, ja es scheint, als ob ein abgeflossener Tropfen am Rande verdunstet und eine Verdickung erzeugt hätte. So erwartet sie vertrauensvoll ihre Beute,



Zu Tafel VII: Blattinsekten.

1 Phylloptera ovalifolia Burm. (Heuschrecke). *2* Kallima paraleota (sitzend); *3* dasselbe Tier (rechte Hälfte, Oberseite); *4* Kallima paraleota Var. (links Unter-, rechts Oberseite), Java; *5* Zaretes cassica aus Bolivia (ebenso); *6* Phyllodes consobrina aus Java. *2—6* Schmetterlinge.

ein so kunstvoll gebauter lebender Köder, daß er selbst ein Paar menschlicher Augen täuscht, die ihn genau besichtigen."

Von unsern einheimischen Spinnen gleichen manche der sogenannten Krabben- oder Harlekinsspinnen (Thomisiden) in auffallender Weise Blüten und Blütenknospen, zwischen denen sie zu sitzen und auf Insekten zu lauern pflegen, z. B. Misumena vatia.

Unter den Gespensterheuschrecken gibt es nun Gattungen, die ganz außerordentlich in Farbe und Form an Blumen, besonders an Orchideen erinnern. Es sind dies besonders Arten aus der Familie der Empusiden. Verschiedene Naturforscher haben solche schon beobachtet, und Shelford hat einige in Borneo und in anderen Gegenden Südostasiens lebende Arten genauer untersucht. Sie sitzen, so z. B. Hymenopus bicornis zwischen den Blütenrispen der Orchideen oder Melastomaceen, z. B. Melastoma polyanthum. Die Gespensterheuschrecke sucht nach Annandale stets die Zweige auf, welche die lebhaft roten Blüten trägt und vermeidet solche, die nur beblättert sind. Gongylus-Arten von vorwiegend weißer und blaßrosa Färbung bevorzugen ihnen entsprechende Blütenstände von Orchideen. Von den Schmetterlingen, welche diese Blüten besuchen, werden sie infolge der großen Ähnlichkeit, die sie in Farbenwirkung und Gesamteindruck des Umrisses mit ihnen besitzen, nicht erkannt, und die Falter werden ein Opfer der stets fangbereit erhobenen Raubfüße.

Vielleicht sind ähnlich gewisse Färbungsmerkmale bei Schlangen zu deuten. Die schönen grasgrünen indomalayischen Giftschlangen aus der Gruppe der Lachesis wagleri besitzen ein Schwanzende, welches lebhaft rot gefärbt ist. Es sticht sehr stark von dem vor allem bei den jungen Tieren grünen Körper ab. Diese Schwanzspitze wird aufgerichtet getragen und in eigenartiger Weise bewegt. Sie mag Vögel, von denen sich Lachesis wagleri vor allem ernährt, Eidechsen, Frösche anlocken, infolge ihres eigenartigen Aussehens und der Art ihrer Bewegung. Dies erscheint um so wahrscheinlicher, wenn wir die Versuche in Betracht ziehen, die über die „magischen Fähigkeiten" der Schlangen angestellt wurden, und über welche wir S. 147 berichtet haben. Die letzten 3—5 cm der Schwanzspitze sind auch bei einigen amerikanischen Giftschlangen (Ancistrodon contortrix, A. piscivorus, Lachesis lanceolatus) im jugendlichen Zustand grell schwefelgelb und werden, wenn Futtertiere in der Nähe sind, nach Beobachtungen im New Yorker Zoologischen Garten in eigenartiger Weise bewegt.

Solche Formen sollen also gesehen werden; sie locken durch ihr Aussehen an. Sie stellen einen bedeutsamen Parallelfall zu den mit Warnfarben versehenen Tieren dar.

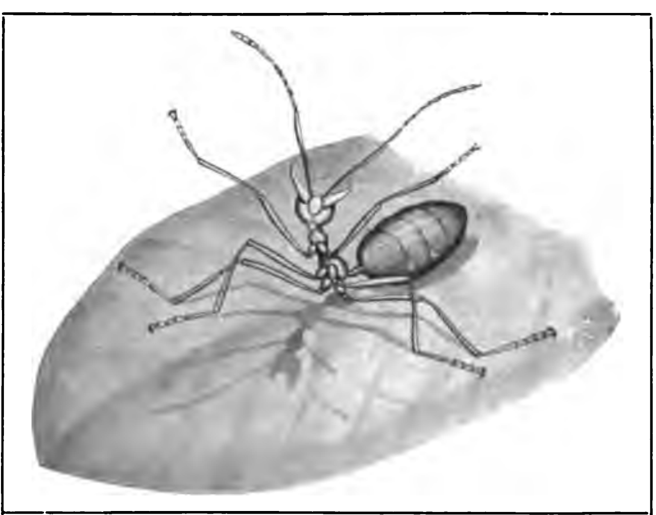


Abb. 351. Arbeiterin von Oecophylla smaragdina in Verteidigungsstellung. Vergr. 10 mal. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

g) Mimikry.

Die letzterwähnten Beispiele leiten uns zu den interessanten Erscheinungen über, welche man unter der Bezeichnung Mimikry zusammenzufassen pflegt. Wir sahen, daß bei jenen Spinnen und Gespenster-Heuschrecken im Gegensatz zu den vorher behandelten

Fällen, Form und Färbung nicht dazu dient, um das Tier vor seinen Feinden zu verbergen, sondern daß es im Gegenteil auffallend und sichtbar gemacht wird, um anzulocken. Wir haben früher schon einmal von Färbungen gesprochen, die direkt dazu bestimmt sind, das Tier auffallend zu machen. Es waren das die sog. Warnfarben, welche Verfolger darüber belehren sollen, daß die betreffenden Tiere widrig schmeckend, ungenießbar, giftig oder sonstwie gefährlich seien. Unter Mimikry versteht man nun die Erscheinung, daß wehrlose Tiere in ihrer Färbung oder sonstigen Eigentümlichkeiten ihres Aussehens solchen wehrhaften und gut geschützten, besonders durch Warnfarben ausgezeichneten Tieren ähnlich sehen.

Diese Erscheinung ist in der Natur sehr weit verbreitet, und wir wollen hier zunächst eine Reihe von solchen Vorkommnissen in Kürze beschreiben, ohne zu behaupten, daß in allen angeführten Fällen aus der Ähnlichkeit wirklich ein Nutzen für die betreffenden Tiere erwächst. Erst später wollen wir die Frage nach der Zweckmäßigkeit dieser vielfach äußerst auffallenden Ähnlichkeit erörtern.

Zunächst ist hervorzuheben, daß wir sichere Fälle von Mimikry im angegebenen Sinne nur bei Wirbeltieren und Arthropoden, vor allem Insekten, kennen. Bei Wirbeltieren sind es auch wohl nur Schlangen, die in Betracht kommen. Man findet in der Regel eine Anzahl von südamerikanischen Schlangen als Beispiele für Mimikry angeführt. Es sind dies harmlose Schlangen aus der Gattung Erythrolampus, welche die giftigen Arten aus der Gattung Elaps, die sogenannten Korallenschlangen, in ihrer grellen rot-gelb-weiß-schwarzen ringförmigen Bänderung nachahmen sollen. Es ist nun sehr zweifelhaft, daß es sich hier um echte Mimikryfälle handelt, da die betreffenden Schlangen vielfach erdbewohnende, lichtscheue Tiere sind. Eher kommt vielleicht als Mimikry die Ähnlichkeit in Betracht, welche gewisse marine Aale (Muräniden) mit den giftigen Seeschlangen aufweisen. Wohl ganz sicher in das Gebiet der Mimikryerscheinungen sind jene Fälle zu rechnen, in denen harmlose Schlangen, welche im Aussehen und in der Färbung giftigen Arten gleichen, die mit ihnen dasselbe Gebiet bewohnen, jene auch in ihrem Benehmen nachahmen. So wird aus Südafrika berichtet, daß jene harmlosen Schlangenarten aus der Gattung Dasypeltis (D. scabra), die wir früher schon als Eierfresser kennen gelernt haben, in ihrem Benehmen, d. h. durch Aufrichten des Körpers und heftiges Zischen, die giftigen Bitis- und Vipera-Arten (z. B. Vipera atropos) nachahmen. Die Vettern Sarasin berichten aus Celebes, daß dort eine ganze Anzahl von ungiftigen Schlangen sich sogar in der Halsregion nach Art der giftigen Hutschlangen aufblähen, so z. B. Coluber janseni Blkr.

Es sei hier immerhin auf jene Fälle hingewiesen, welche als Beispiele für das Vorkommen von Mimikry unter den Vögeln angeführt werden. Unser Kuckuck gleicht auffallend in Größe, Form, Farbe und Zeichnung dem Sperber. Mit Hilfe dieser Ähnlichkeit soll das Männchen die Singvögel von ihren Nestern scheuchen bzw. zur Verfolgung locken, während das Weibchen die Eier einschmuggelt. Jedenfalls ist es sehr auffallend, daß der indische Kuckuck Hierococcyx varius dem indischen Sperber (Astur badius) noch ähnlicher ist, auch in der Art des Flugs. Man hat beobachtet, daß die Singvögel schon bei seinem bloßen Anblick angstvoll ihr Nest im Stich lassen. Die indischen Oriolus (Pirol-)arten sind meist grellgefärbte auffallende Vögel, die aber ziemlich wehrlos sind. Eine Anzahl von Arten ist aber mattfarbig und mit eigenartigen Federn um die Augen und im Nacken ausgezeichnet, wodurch sie den Mönchsvögeln (Tropidorhynchus) sehr ähnlich werden, wehrhaften, geselligen Vögeln. Es ist nun sehr bemerkenswert, worauf Wallace zuerst hinwies, daß immer in den einzelnen Gebieten der austro-malayischen Region jeweils eine solche Pirolart in der Gesellschaft einer ihr sehr ähnlichen Mönchsvogelart vorkommt; so ist auf Buru das Arten-

paar erdbraun, auf Ceram haben beide Arten ockergelbe Fleckung, auf Timor helle Kehlflecken usw.

Vor allem sind es aber Insekten, welche als Beispiele für die Erscheinung der Mimikry anzuführen sind. Wir können hier zunächst einige Fälle aus unserer einheimischen Tierwelt erwähnen. Die meisten unserer stechenden Wespen- und Bienenarten sind durch auffallende Färbung ausgezeichnet. Sie tragen sogar jene Livree der Warnfarben, auf die wir früher, S. 375, schon hingewiesen haben, die gelb-schwarze oder gelb-braune Streifung, Ringelung und Fleckung. Nun gibt es eine ganze Anzahl von harmlosen Insekten, die ihnen in auffälligster Weise ähnlich sehen, und ähnlich, wie wir das auch in andern Fällen von Mimikry hervorzuheben haben werden, sind die betreffenden harmlosen Arten immer viel weniger individuenreich als ihre wehrhaften Vorbilder. Ja, die Bienen, Hummeln und Hornissen ähnlichen Falter, welche man unter dem Namen der Glasfalter (Sesien) zusammenfaßt, gelten in den meisten Gegenden für selten. Sie sehen nicht nur in den Umrissen ihres Körpers den Stechimmen ähnlich, sie tragen nicht nur dieselben Körperfarben, sondern sie haben denselben Schnitt der Flügel, die noch dazu ganz im Gegensatz zu dem, was wir sonst bei Schmetterlingen zu finden gewöhnt sind, schuppenlos und durchsichtig sind. Relativ häufig sieht man auf blühenden Wiesen auf den Doldenpflanzen die sogenannten Federfliegen, Arten aus der Gattung Volucella. Eine dieser Arten, Volucella bombylans, sieht einer Hummel zum Verwechseln ähnlich. Nicht nur, daß sie ein entsprechendes Pelzkleidchen auf ihrem Körper trägt, sie umschwirrt auch mit dem gleichen Brummen und Summen und in der gleichen geschäftigen Flugart wie eine Hummel die Blüten. Ja, sie kommt in zwei Varietäten vor, von denen jede einer Hummelart ähnlich sieht, indem sie entweder weiße und schwarze Pelzbänder oder einen rostroten Haarschopf am Hinterleib besitzen. Die Schlammfliegen aus der Gattung Eristalis haben wir früher schon wiederholt erwähnt, indem wir sie einmal als Blumenbesucher (S. 105) und später ihre merkwürdigen Larven als Schlammbewohner (S. 189) anführten. Sie erregen unser Interesse auch dadurch, daß sie einer gewöhnlichen Honigbiene so außerordentlich ähnlich sehen, daß die meisten Menschen aus Furcht vor dem Stachel der Biene Angst haben, eine solche Schlammfliege mit den Fingern anzurühren. Auch den kleineren und mittelgroßen Wespenarten gleichen viele Fliegen unserer Fauna, besonders aus den Familien der Syrphidae (Schwebfliegen) und Conopidae. Das auffallendste an ihnen ist die wespenähnliche schwarzgelbe Bänderung des Körpers, vor allem des Hinterleibs, oft auch der Körperumriß, der die Wespentaille nachahmt.

Hymenopteren mit Stechwerkzeugen, und zwar zum Teil solche mit Giftstacheln von sehr intensiver Wirkung sind in allen Teilen der Erde verbreitet. Überall finden wir nun auch Formen aus harmlosen und relativ wehrlosen Gruppen, welche solchen geschützten Vorbildern ähnlich sehen.

Insekten aus allen möglichen Gruppen ahmen durch Stacheln bewehrte Hymenopteren nach. So sind eine große Anzahl von Fällen der Mimikry bei Käfern bekannt geworden. Bekanntlich gibt es ja auch bei uns zu Lande einige Bockkäferarten (Necydalys u. a.), welche Schlupfwespenarten ähnlich sehen, die ja auch in ihren Legebohrern recht wirksame Waffen besitzen. In den Tropen sind es vor allen Dingen die großen Dolchwespenarten, meist metallisch schimmernde Insekten mit auffallenden Flügeln und empfindlich stechenden Stacheln, die von Bockkäfern und anderen Insekten nachgeahmt werden. Schon Wallace hatte auf die große Ähnlichkeit des Bockkäfers Coloborhombus fasciatipennis und der Pompilide Mygnimia aviculus aufmerksam gemacht. Diese Nachahmung wird dadurch wirkungs-

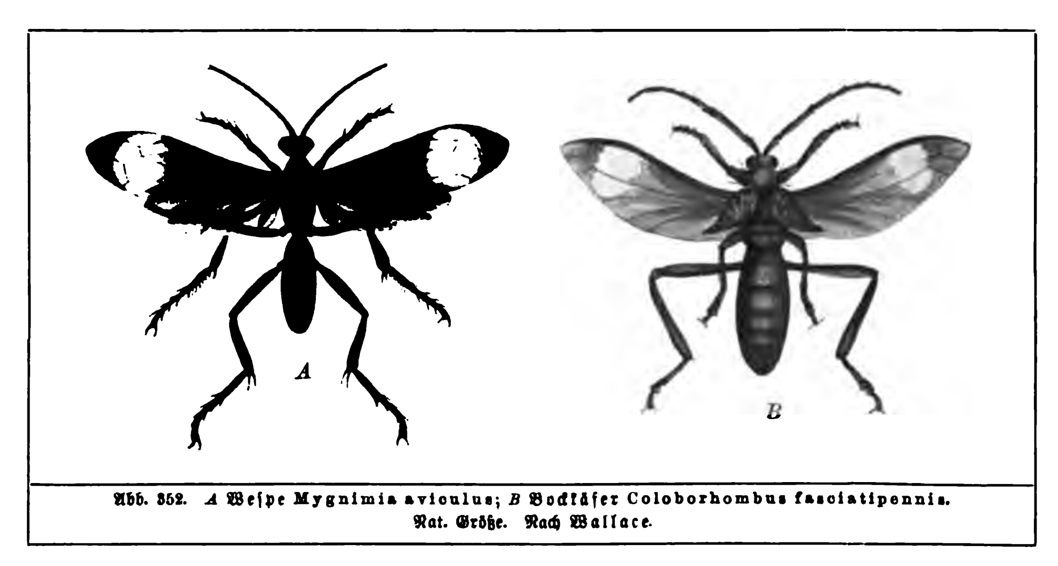


Abb. 352. *A* Wespe Mygnimia aviculus; *B* Bockkäfer Coloborhombus fasciatipennis.
Nat. Größe. Nach Wallace.

voll, daß der Bockkäfer beim Fliegen seine Hinterflügel weit auseinanderbreitet, während seine Vorderflügel, die Deckflügel, zu ganz kurzen Stummeln reduziert sind (Abb. 352 B). Shelford, welcher ähnliche Formen ebenfalls in Borneo beobachtet hat, konnte auch eine große Übereinstimmung in Flug und Hinterleibsbewegung der Käferarten mit den Wespen feststellen. Auch Schmetterlinge und Fliegen ahmen solche Wespen nach. Unter den Schmetterlingen sind außer unsern einheimischen Hornissen- und Wespenschwärmern (Sesien) vor allem die Syntomiden Südamerikas als Wespennachahmer hervorzuheben. Sie gleichen ihren Vorbildern nicht nur im Umriß und in der Behaarung, in der Form und Färbung der Flügel, sondern auch in der Länge der Hinterbeine und in der Bewegung. Ein besonders interessantes Beispiel von Mimikry hat W. A. Hudson in Argentinien beobachtet. In einer Gegend, in welcher solitäre Wespen aus der Gattung Pepris sehr häufig sind, beobachtete er eine Heuschrecke, Rhomalea speciosa Thunberg, welche beim Fliegen jenen Wespen sehr ähnlich wird. Die Peprisarten haben stahlblaue oder purpurn schimmernde Körper und grellrote Flügel. Sie haben einen ziemlich stark wirkenden Stachel und außerdem die Eigenschaft, in der Erregung einen widerlichen Geruch von sich zu geben.

Die Heuschrecke Rhomalea speciosa ist nun, solange sie sitzt, durch Schutzfärbung sehr gut verborgen. Ihre Vorderflügel, Kopf und Thorax sind braun mit blaßgelblichen Zeichnungen. Das Abdomen jedoch ist stahlblau oder purpurn glänzend, das hintere Flügelpaar grellrot. Wenn die Heuschrecke fliegt, wird sie sehr auffallend und sieht der Wespe außerordentlich ähnlich, in deren Gesellschaft sie sich bewegt. Die Wespe zeigt ihren Charakter als geschütztes Insekt durch ihren langsamen Flug und ihre geringe Furchtsamkeit. Ähnlich die Heuschrecke, welche viel mehr fliegend sich bewegt, als das sonst bei den verwandten Formen zu bemerken ist. Fängt man ein Exemplar, so biegt es die Spitze seines Hinterleibes in einer merkwürdigen Weise um, so daß der Eindruck erweckt wird, als wolle es ähnlich einer Wespe stechen.

Daß das auffallende Aussehen der mit Warnfarben versehenen Tiere tatsächlich auf ihre Verfolger wirkt, davon haben wir oben Seite 376 bereits einige Beispiele gegeben. Es ist nun auch durch Experimente erwiesen worden, daß Tiere, welche einmal mit auffällig gefärbten Stechimmen eine schlechte Erfahrung gemacht haben, auch die ihnen ähnelnden Mimikryformen fürchten. So hat speziell Lloyd Morgan Versuche mit Eristalis durchge-

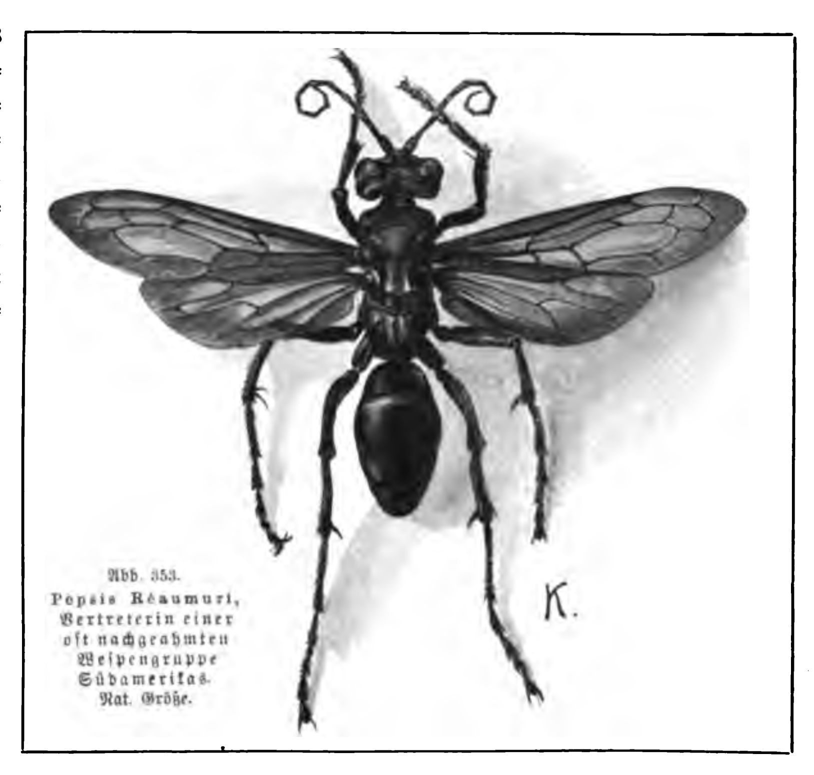


Abb. 353. Pepsis Réaumuri, Vertreterin einer oft nachgeahmten Wespengruppe Südamerikas. Nat. Größe.

führt. Wie aber stets selbst gegen die bestentwickelten Schutzanpassungen, so haben sich auch gegen die stechenden Insekten und ihre Nachahmer besondere Spezialisten ausgebildet. Es ist ja bekannt, daß es eine ganze Anzahl von Bienen und Wespen fressenden Vögeln gibt. Manche davon, wie z. B. die echten Bienenfresser (Meropiden), auch manche tropische Kuckuckarten können Stechimmen mit den Stacheln ohne weiteres verschlucken. Andere Vögel, denen das Verfolgen von Bienen nachgesagt wird, wie z. B. Schwalben, können die stachellosen Drohnen von den Arbeiterinnen unterscheiden und fangen bloß die ersteren. Und wieder andere Formen, so z. B. die Rotschwänzchen, nehmen die gefährlichen Tiere quer in den Schnabel und beißen die Hinterleibspitze mit dem Stachel ab und schlucken nur den harmlosen Teil des Körpers. Diese Tatsachen beweisen uns nur, was wir immer wieder hervorgehoben haben, daß eine Anpassung nicht gegen alle Typen und Angreifer schützt.

Daß so wehrhafte Tiere wie die Ameisen zahlreiche Nachahmer gefunden haben, kann uns nicht verwundern. Vor allen Dingen auffallend sind die ameisenähnlichen Spinnen. Ihrer gibt es eine große Anzahl von Arten; mehr wie hundert sind bereits aus Südamerika und dem tropischen Asien bekannt geworden. Ich hatte selbst Gelegenheit, in Ceylon eine dieser eigenartigen Formen zu beobachten. Es war dies Myrmarachne plataloides, welche mit Oecophylla smaragdina, der Weberameise, zusammen vorkommt. Im Umriß, wobei der Kopf der Ameise durch die eigenartig ausgebildeten Kieferfühler nachgeahmt wird, und vor allem in den Bewegungen, ist die Nachahmung so ausgezeichnet durchgeführt, daß man die Spinne von der Ameise im Leben gar nicht unterscheiden kann.

Auch Wanzen und Heuschrecken gibt es, welche Ameisen sehr ähnlich sehen und sich bei den im Freien umherlaufenden Ameisenarbeitern aufhalten. Wir werden weiter bei der allgemeinen Erörterung der Mimikry auf solche Fälle und vor allen Dingen auf die Mimikry der Ameisengäste noch zurückzukommen haben. Hier sei noch ein Punkt etwas genauer erörtert: Es ist bekannt, daß es eine ganze Anzahl von Tieren gibt, die, wie wir schon oben S. 139 u. 142 besprochen haben, als Spezialisten an das Fressen von Ameisen angepaßt sind. Die meisten dieser ameisenfressenden Tiere plündern die Ameisenhaufen aus. Auch viele insektenfressende Vögel nehmen gelegentlich neben andern Insekten Ameisen. Es sind zum

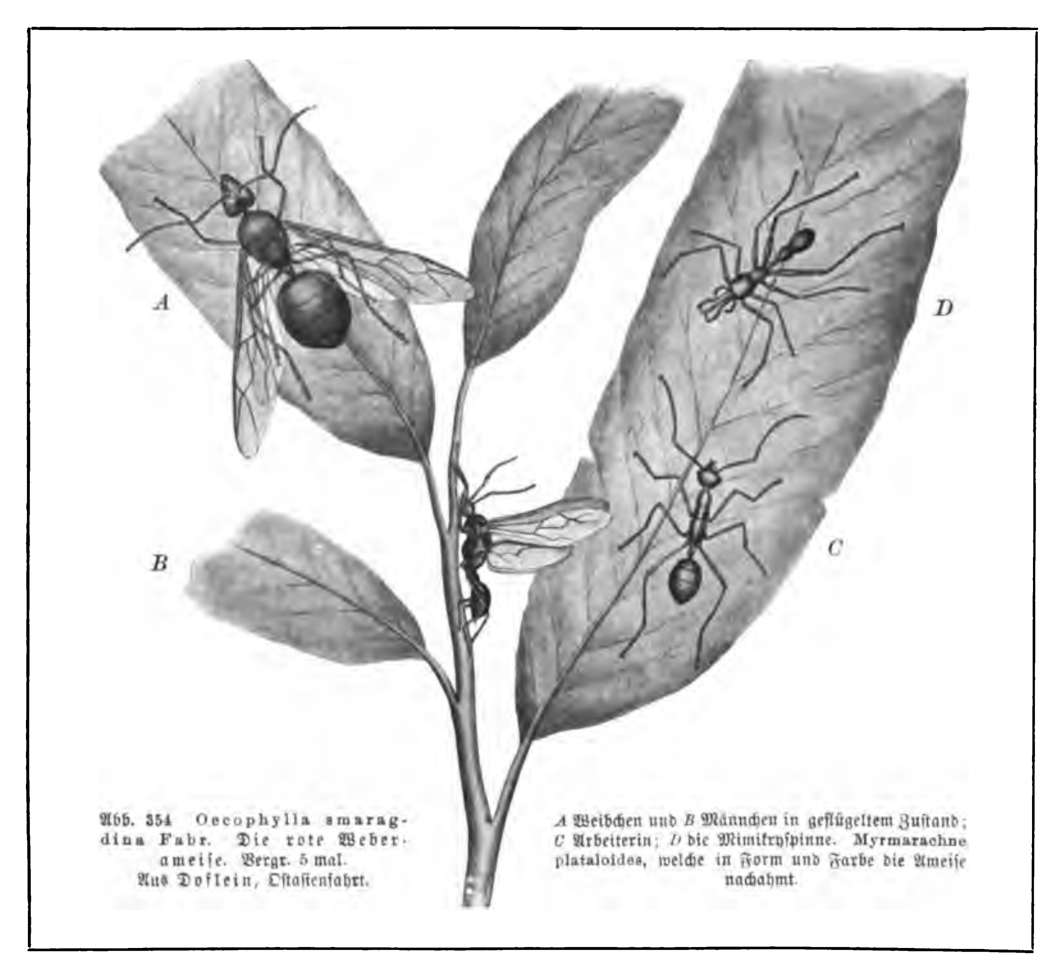
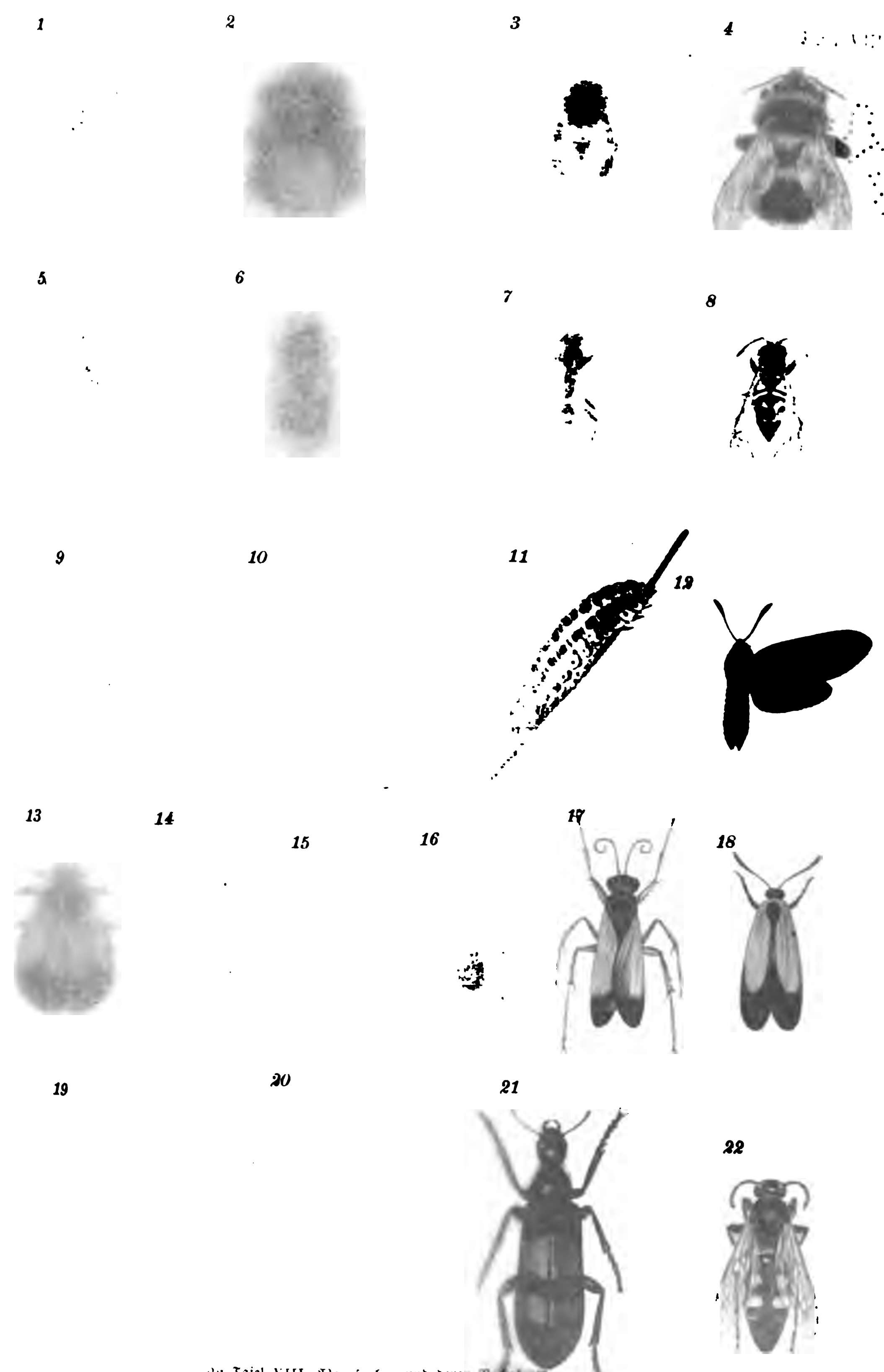


Abb. 354 *Oecophylla smaragdina* Fabr. Die rote Weberameise. Vergr. 5 mal. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

A Weibchen und *B* Männchen in geflügeltem Zustand; *C* Arbeiterin; *D* die Mimikryspinne. *Myrmarachne plataloides*, welche in Form und Farbe die Ameise nachahmt.

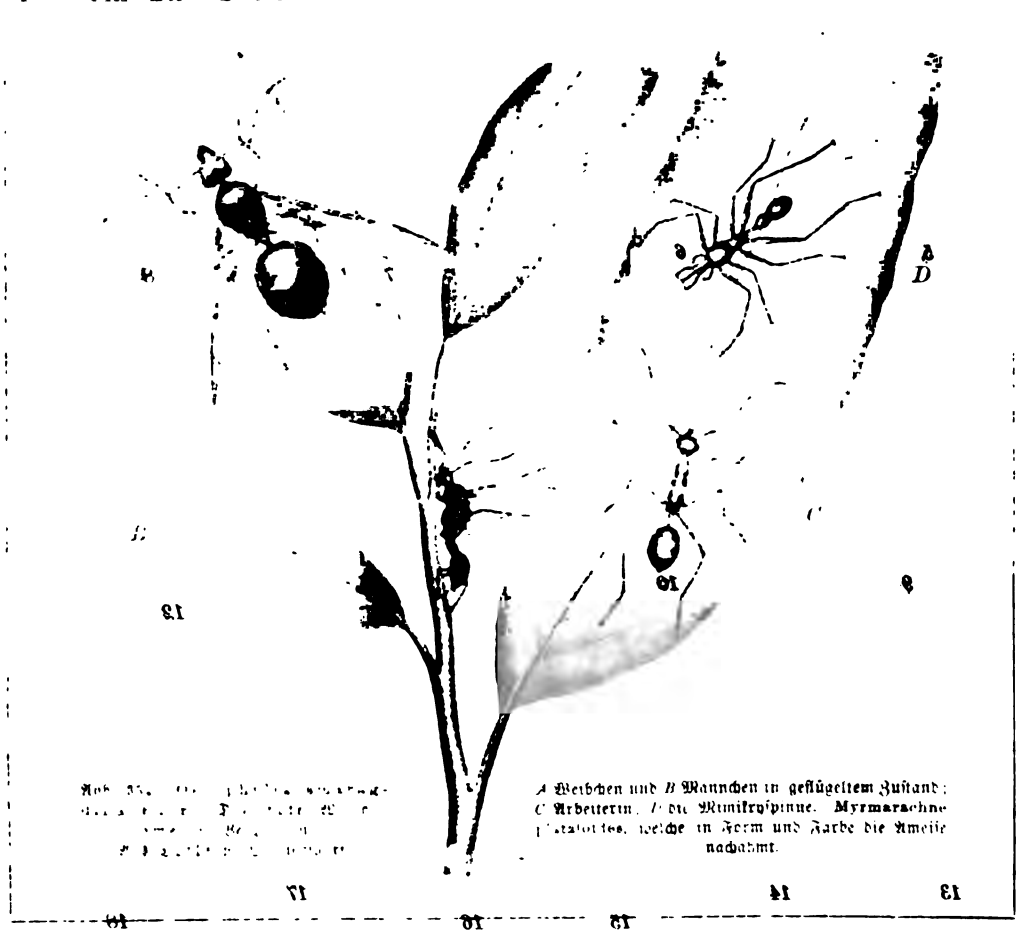
Teil dieselben Formen, welche Bienen fressen. Viele von ihnen fangen nur die geflügelten mehr oder minder wehrlosen Stadien, und nur wenige wagen sich im Freien an die wehrhaften Ameisenarbeiter. Wir haben also alle Berechtigung zu der Annahme, daß die Ameisenmimikry den nachahmenden Tieren einen Schutz gewährt.

Wie wir früher an verschiedenen Stellen besprochen haben, gibt es viele Käfer, welche durch giftige oder schlecht riechende oder schmeckende Stoffe gegen Feinde geschützt sind. Auch haben wir bereits besprochen, daß manche dieser geschützten Formen durch Warnfarben sehr auffällig sind. Es kann uns daher nicht verwundern, daß auch sie nachgeahmt werden. Ein Beispiel bieten uns die Verwandten unseres Marienkäferchens (Coccinellidae), welche ein sie für viele Tiere widrig machendes Blut besitzen und sehr grell gefärbt sind. Es ist nachgewiesen, daß sie tatsächlich sehr wenig von insektenfressenden Vögeln gefangen werden. In den Tropen werden die dort vorkommenden Arten vielfach von Schaben (Blattoidea) nachgeahmt, die ja sonst sehr unscheinbar gefärbte und verborgen lebende Tiere sind. Die den Coccinellen ähnlichen Formen leben aber ebenso offen am Tageslicht wie ihre Vorbilder, denen sie nicht nur in Farbe und Fleckung, sondern auch in den Umrissen, in der Wölbung der Flügeloberfläche und in anderen Punkten gleich sind. Als geschützte Käfer haben wir auch die Weichkäfer (Malacodermata) kennen gelernt, deren ätzende Säfte und Drüsenprodukte sie zu von insektenfressenden Tieren fast vollkommen verschmähten Tieren macht.



Zu Tafel VIII: Warnfarben und deren Nachahmer.

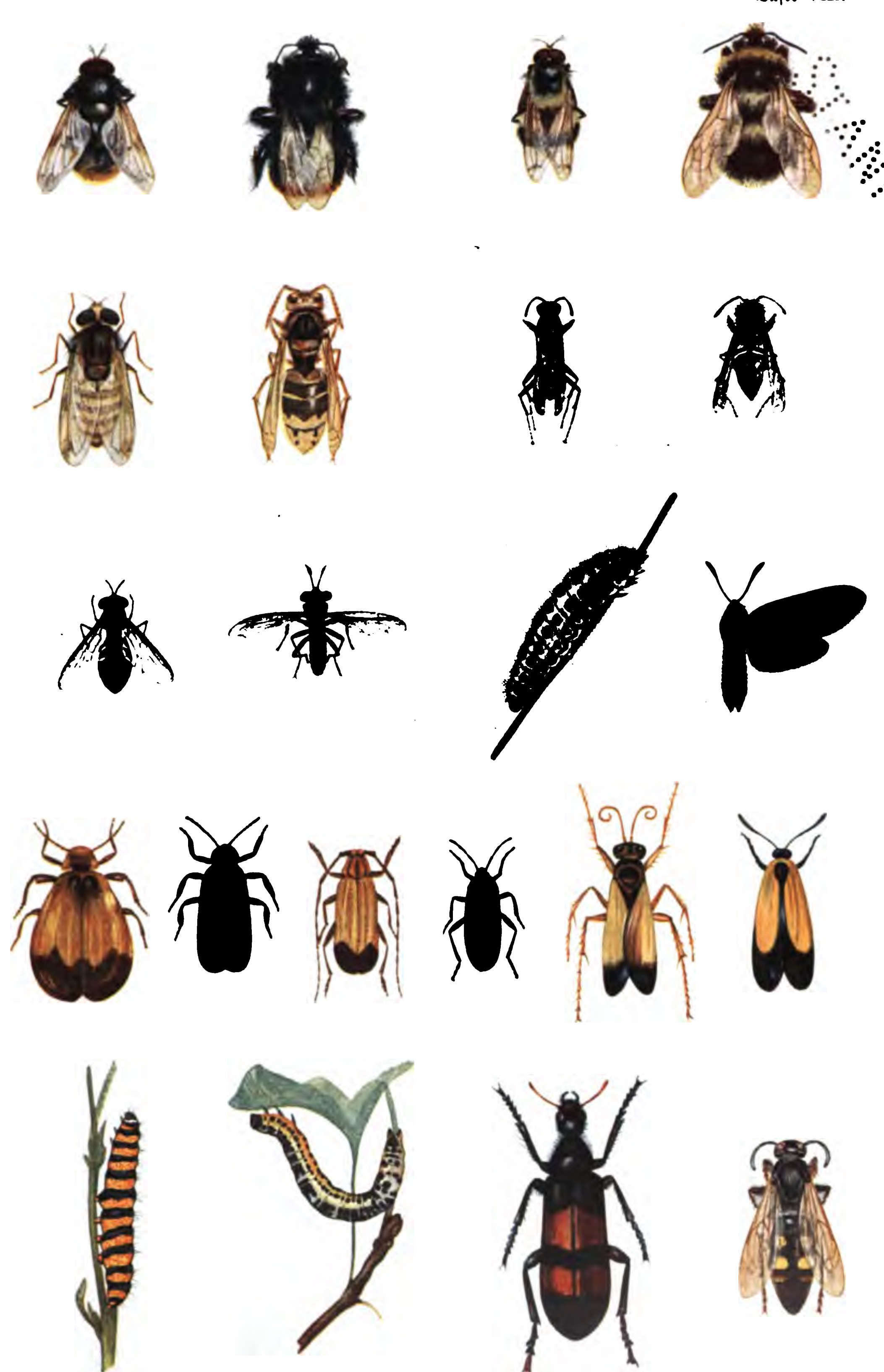
1 **Volucella bombylans L.** Fliege. *2* Bombus lapidarius L. Hummel. *3* **Volucella bombylans L. var** Fliege. *4* **Bombus hortorum L.** Hummel. *5* Volucella inanis L. Fliege. *6* Vespa crabro L. Hornisse. *7* **Polistes gallica L.** *8* **Vespa vulgaris L.** (7 und 8. Wespen mit Warnfarben.) *9* Chrysotoxum elegans Loew. *10* **Conops ceriaeformis Meig.** (9 und 10. Fliegen, welche die Warnuniform der Wespen nachahmen.) *11* Zygaena filipendulae L. Raupe. *12* **Zygaena filipendulae L.** Schmetterling. (11 und 12. Beide mit Warnfarben.) 13—18 Mimikryring von südafrikanischen Insekten, welche alle den geschützten Lyciden ähneln. *13* **Lycus rostratus** ♂. *14* Lycus rostratus ♀. (13 und 14. Käfer mit charakteristischer Warnfarbe.) *15* **Amphidesmus analis** Bockkäfer. *16* Lygaeus furcatus Wanze. *17* Pompilus capensis Wegwespe. *18* **Neurosymploca ochreipennis** Schmetterling. (15—18 alle 13, 14 nachahmend.) *19* Euchelia jacobaeae L. *20* **Abraxas grossulariata L.** (19 und 20. Raupen mit Warnfarben.) *21* Mylabris dicincta Käfer mit Warnfarben. *22* **Scolia insubrica Rossi** Wespe mit Warnfarben. Abb. *1—10, 12, 21* und *22* nach der Natur. Abb. *13—18* und *21* nach Guy Marshall. Abb. *11, 19* u. *20* nach Hofmanns Raupenbuch.



A Weibchen und *B* Männchen in geflügeltem Zustand; *C* Arbeiterin, *D* die Mimikryspinne, **Myrmarachne** plataleoides, welche in Form und Farbe die Ameise nachahmt.

Teil dieselben Formen ... die geflügelten mehr oder minder wehrlosen ... an die wehr- haften Ameisenarbeiter ... Annahme, daß die ... den ...

... es viele Käfer, welche ... Feinde geschützt sind. ... Formen durch Warnfarben ... auch sie nachgeahmt werden. ... (Coccinellidae), welche ... grell gefärbt sind. Es ist ... den Vögeln gefangen werden. ... von Schaben (Blattoidea) ... lebende Tiere sind. Die ... am Tageslicht wie ihre Vor- ... auch in den Umrissen, in der ... sind. Als geschützte Käfer haben ... deren ätzende Säfte und Drüsen- ... verschmähten Tieren macht.



W. Engels pinx.

Warnfarben und deren Nachahmer.

Es ist dies durch Untersuchungen der Vogelmägen mehrfach nachgewiesen worden. Nun gibt es unter den tropischen Weichkäfern in der Unterfamilie der Lycinae sehr auffallend geformte und gefärbte Arten. Sie haben eine charakteristische nach hinten verbreiterte Form der stark gerippten Flügeldecken und sind auffallend braunrot und schwarz gebändert. Sie leben nach den Untersuchungen von Marshall in Südafrika relativ zahlreich auf Blüten, die sie nur in langsamem Flug verlassen; aus ihren Hinterschenkeln lassen sie in der Gefahr einen übelriechenden weißen Saft austreten (vgl. Taf. VIII). Auch andere Naturforscher, wie z. B. Shelford und Belt sowie besonders Haase, haben die Bedeutung dieser Käfer als Vorbilder für Mimikryarten hervorgehoben. Es sind ganze Gruppen von Käfern aus andern Familien, ferner Schmetterlinge, Wanzen, Schaben usw., welche den Schutz, den ihnen die Ähnlichkeit mit den Lycinen gewährt, ausnützen und dadurch sowohl jenen als auch sich untereinander ähnlich werden.

Die wichtigsten und interessantesten Fälle von Mimikry sind seit jeher aus der Ordnung der **Schmetterlinge** beschrieben worden. Natürlich handelt es sich in der Hauptsache um bei Tag fliegende Schmetterlinge, und die Mehrzahl der Mimikryerscheinungen macht die geschützten Arten ihren Vorbildern besonders während des Fluges ähnlich. Wir haben schon früher hervorgehoben, daß unter den Tagschmetterlingen ganze Unterfamilien, wie die Danainen, die Ithomiinen, die Acraeinen und Heliconinen, durch schlechten Geschmack und Geruch ausgezeichnet sind. Auch in anderen Schmetterlingsfamilien finden sich einzelne Gattungen oder Gruppen von Arten, die durch die gleichen Eigenschaften gekennzeichnet sind. Wir haben als solche z. B. die sogenannten Pharmacophagen unter den Papilioniden kennen gelernt. Wir können hinzufügen, daß einzelne Morphinen, ferner unsere bekannten Widderchen (Zygaenidae) ebenfalls widrige Eigenschaften besitzen. Schmetterlinge aus den angegebenen Gruppen, die auch vielfach ausgesprochene Warnfarben an ihren Flügeln aufweisen, werden nun von Schmetterlingen aus verschiedenen Gruppen, vor allem aber von Papilioniden nachgeahmt. Die Nachahmer sind stets ganz wehrlose, durch keinerlei schlechte Gerüche, Geschmack oder Gifte geschützte Formen. Gewisse feine Besonderheiten des Baues, so die Form der Fühler, der Füße, das Geäder der Flügel, die Beschaffenheit der Raupen und Puppen, überhaupt der Verlauf der Entwicklungsgeschichte lassen uns mit Sicherheit die große innere Verschiedenheit der Modelle und ihrer Nachahmer erkennen. Betrachten wir aber die Tiere nur auf ihren Körper- und Flügelbau, oder fassen wir gar hauptsächlich die Färbung der Flügel ins Auge, so können wir vielfach den Nachahmer von seinem Modell kaum unterscheiden. Wenn wir nun die Tiere in ihrer natürlichen Umgebung betrachten, während sie im Flug die Blüten umgaukeln, dann wird das geübteste Auge des Beobachters und Sammlers getäuscht. Wir haben schon früher hervorgehoben, daß die geschützten und auffallenden Schmetterlingsarten einen trägen Flug besitzen, und daß sie keine Neigung zeigen, bei drohender Gefahr sich rasch zu flüchten. Man kann ferner vielfach beobachten, daß solche geschützte Schmetterlinge in großen Scharen gemeinsam fliegen. Das gilt z. B. für Danainen, Helikoninen und Acraeinen. Bates erzählt in seinem berühmten Reisewerk, daß in Amazonien die Helikonier in so großen Scharen fliegen, daß sie mit ihrer gelbbraunen Färbung ein charakteristisches Merkmal der Landschaft ausmachen. Mir fiel dasselbe auf den westindischen Inseln auf, und in Ceylon konnte ich die nämliche Beobachtung mit Danainen und Euploeen machen. Unter diesen großen Scharen finden sich nun vereinzelte Individuen der stets viel seltener vorkommenden Nachahmer, die zwar selbst meistens Gruppen angehören, welche flink zu fliegen und sehr scheu zu sein pflegen, die aber mit der Uniform ihrer Modelle auch deren auffälliges, langsames Benehmen angenommen haben. So fliegen unter

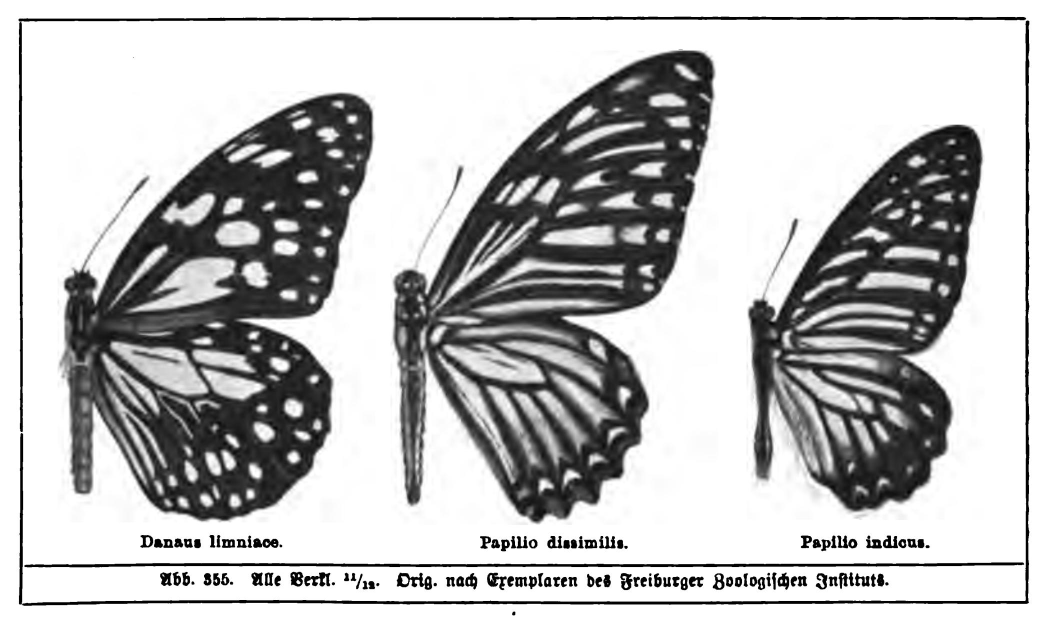


Abb. 355. Alle Verkl. 11/12. Orig. nach Exemplaren des Freiburger Zoologischen Instituts.

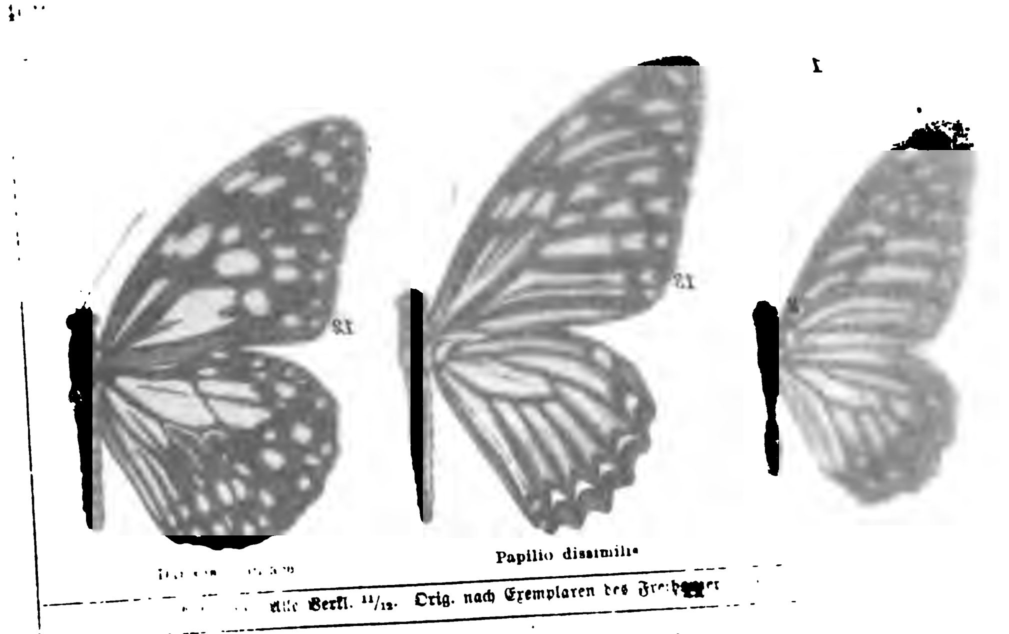
den Scharen der Helikoninen, Danainen und Acraeinen Schmetterlinge, welche zur Gruppe der Papilioniden gehören. Wir nennen die Papilioniden in deutscher Sprache Schwalbenschwänze wegen der eigentümlichen Fortsätze an ihren Hinterflügeln und vielleicht auch wegen ihres schwalbengleich raschen uud gewandten Fluges. Die nachahmenden Papilioarten würde aber wohl kein Uneingeweihter als „Schwalbenschwänze" erkennen. Die sonst für jene charakteristischen Farben haben denen der Modelle Platz gemacht; die Fortsätze an den Hinterflügeln sind verschwunden; der ganze Umriß der beiden Flügelpaare ist ein vollkommen anderer und entspricht dem des schutzgewährenden Modelles. Es ist ganz erstaunlich, welche Verschiedenheit der Form gerade bei den Angehörigen der Gattung Papilio uns entgegentreten kann. Immer wieder zwingt der Zweifel, die betreffenden Formen auf ihren feineren Bau genau zu untersuchen, um sich davon zu überzeugen, daß es sich wirklich um Papilioarten handelt.

Die in den Tropen und Subtropen der ganzen Welt verbreitete Unterfamilie der Danainen, welche sowohl schlecht schmeckt als auch bemerkbar riecht, hat besonders viele Nachahmer gefunden. Speziell gilt dies für die große Hauptgattung Danaus. Sie enthält sehr auffallend gefärbte und gezeichnete Schmetterlinge, welche auf der Ober- und Unterseite gleich aussehen. Es ist nun sehr wichtig zu bemerken, daß sie auch in diesem Punkte selbst von Schmetterlingen nachgeahmt werden, welche Gattungen angehören, bei denen sonst Ober- und Unterseite stark voneinander abweichen. Ein oft erwähntes Beispiel der Mimikry bietet Danaus chrysippus L. Er ist ein sehr wenig verfolgter Schmetterling und daher wohl diejenige Art, welche die weiteste Verbreitung und den größten Individuenreichtum unter allen Schmetterlingen aufweist. Derselbe wird von einer ziemlich großen Anzahl von Schmetterlingen der verschiedensten Familien in seinem weiten Verbreitungsgebiet nachgeahmt. So z. B. in Indien und Afrika von dem Weibchen von Hypolimnas misippus L.; in Afrika von Pseudocraea poggei Dew. und anderen Formen. Danaus tytius, welcher in Assam und anderen Gegenden Nordindiens weit verbreitet ist, wird von verschiedenen Arten in diesem Gebiet kopiert. Sie ist eine der Arten, bei denen die Flügel durch eine große Anzahl radial verlaufender Linien in viele schmale Felder

IX: Mimikry und Mimikryringe bei südamerikanischen und afrikanischen Schmetterlingen

1 **Heliconius eucrate,** *2* **Lycorea halia,** *3* **Mechanitis lysimnia,** *4* **Melinaea ethra,** aus Bahia, Originale nach Exemplaren des Freiburger Zoologischen Instituts. *5* **Perhybris pyrrha** ♂, *6* **Perhybris pyrrha** ♀, jeweils links Unterseite, rechts Oberseite, Peru. Nach Exemplaren des Freiburger Instituts. 7 **Heliconius maior,** *8* **Arctiide sp. indet.,** aus Ecuador. Straßburger Museum. *9* **Terias brigitta Cram** ♂. Geschütztes Modell. *10* **Chrinophila similis Kirby** ♀. Nachahmer von 9. — *11* **Leuceronia argia Fabr.** Nachahmer von 15. *12* **Belenois thysa Hopff.** ♂. Nachahmer von 15. *13* **Pinacopteryx rubrobasalis Lanz.** ☿. Nachahmer von 15. *14* **Phrissura phoebe Butl.** ♀. Nachahmer von 15. *15* **Mylothris agathina Cram.** Geschütztes Modell. Alle von der Unterseite.

Nr. 12 und 14 nach Exemplaren des Berliner Museums; Originale von anderem Fundort, daher nicht vollständig mit *13* und *14* übereinstimmend, die nach Eltringham kopiert sind. *10* nach Eltringham, *9* nach Exemplar des Berliner Museums. Die Schmetterlinge *11* und *15* bilden einen Ring, in dem *15* das geschützte Modell darstellt, alle anderen sind Nachahmer.



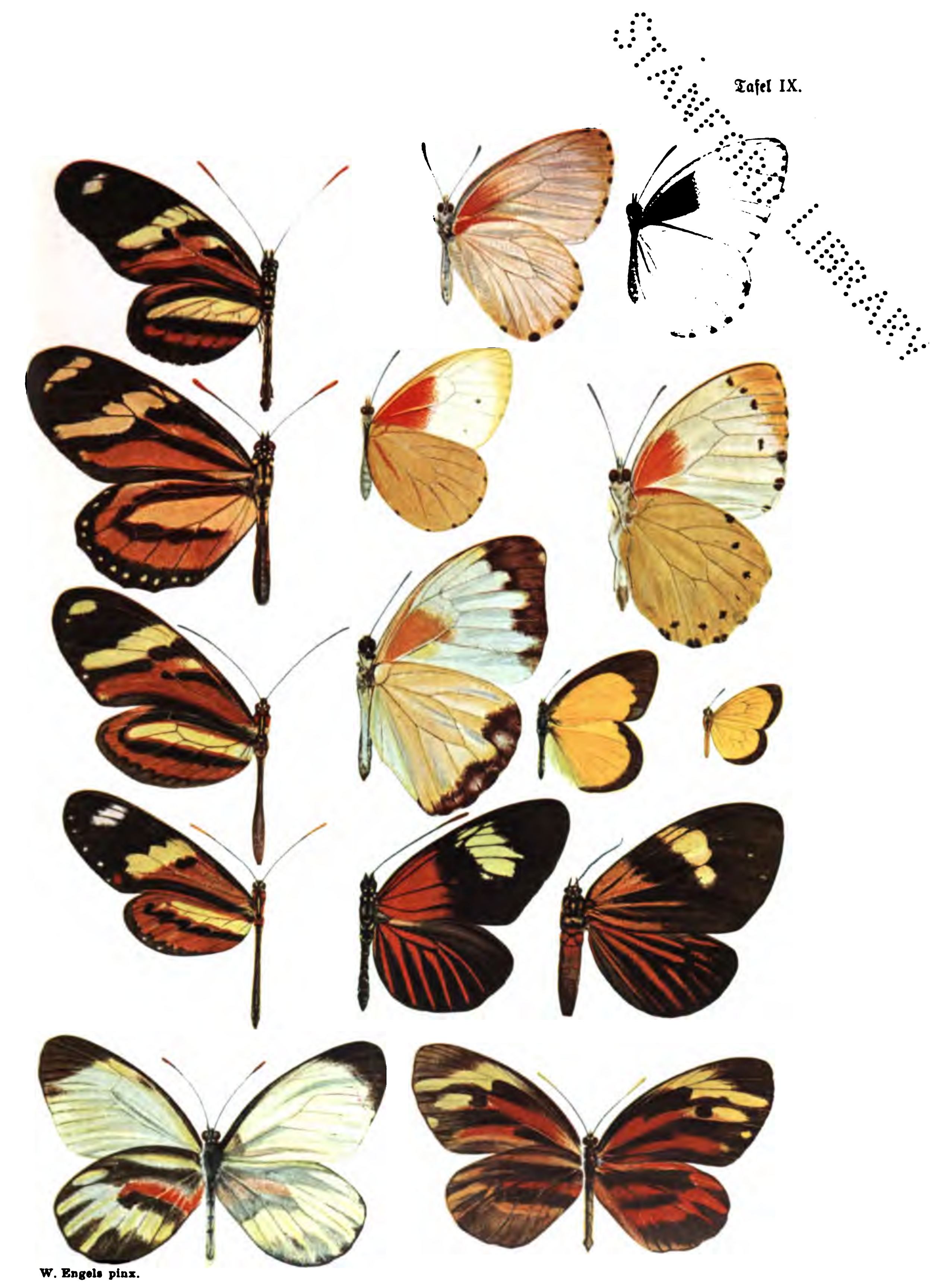
Papilio dissimilis

Alle Verkl. 11/12. Orig. nach Exemplaren des Freiburger

... der Helikoninen, Danainen und Acräinen ...
... gehören. Wir nennen die ...

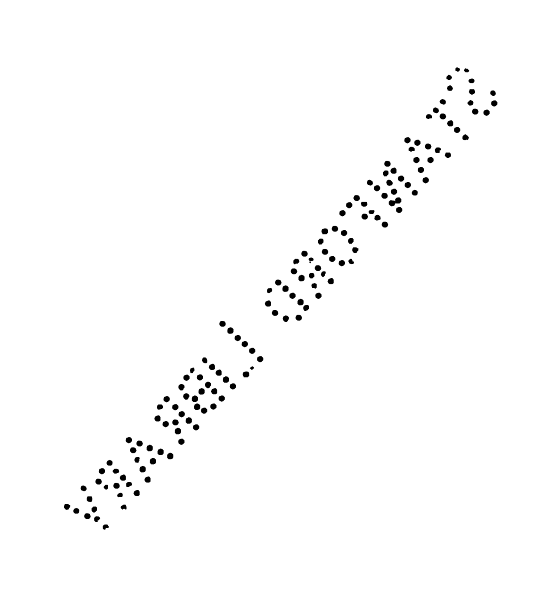
... flügeln ...
anderer ... entspricht ... den ... Medusen
Verschiedenheit der Form ... bei den Angehörigen ...
treten kann. Immer wieder zwingt der Zweifel, die betreffen...
Bau genau zu untersuchen, um sich davon zu überzeugen, den...
...aten handelt.

Die in den Tropen und Subtropen der ganzen Welt ...
Danainen, ... sowohl schlecht schmeckt als auch bemerkba...
... Speziell gilt dies für die große Haupt...
... und gezeichnete Schmetterlinge, wel...
... ist nun sehr wichtig zu bemerken, ...
... nachgeahmt werden, welche ...
... stark voneinander abweichen ...
... chrysippus L. Er ist ein ... ...etterlin...
... Art, welche die ... ...nten Indi...
... Schmetterlingen ... einer ziemlich
... weiten Ver...
... der ... ...chen von
... z. B. in Indien ... Formen
... von Papilio ...



W. Engels pinx.

Mimikry und Mimikryringe bei südamerikanischen und afrikanischen Schmetterlingen.



zerlegt werden, deren Grundfarbe weißlich, gelblich oder grünlich ist. Bei Danaus tytius, deren Vorderflügel grünlich blau sind, finden wir die schwarze Zeichnung der Hinterflügel mit einem rostroten Ton überhäuft. Dem Vorbild gleichen nun zwei Schmetterlinge in der auffallendsten Weise: Papilio agestor und die

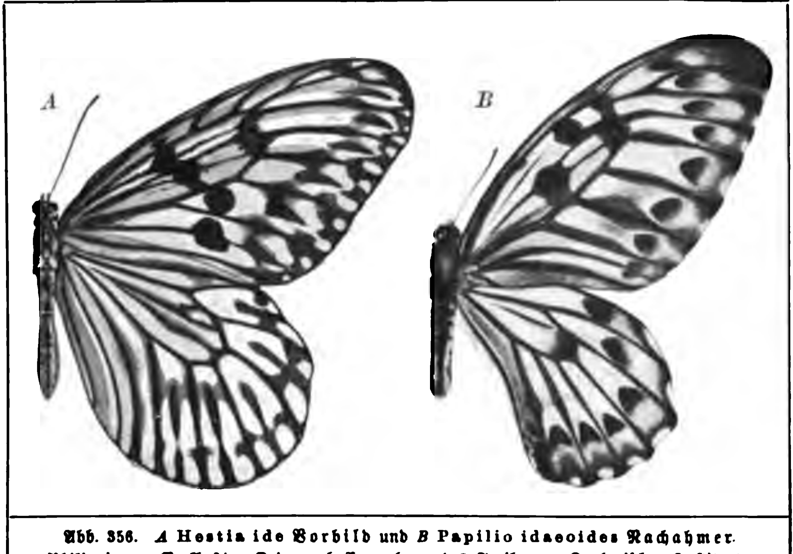


Abb. 356. *A* Hestia ide Vorbild und *B* Papilio idaeoides Nachahmer. Philippinen. Verkl. $^2/_3$. Orig. nach Exemplaren des Freiburger Zoologischen Instituts.

Nymphaline Neptis imitans. Letztere ist eine seltene Form, die nur in Tibet gefunden wird. Jene grünlich weißen, schwarz gestreiften Danausarten haben speziell in Indien eine sehr große Menge von Nachahmern unter den Papilios gefunden. Es ist sehr lehrreich, die Abstufungen zu verfolgen, in denen die Nachahmung durchgeführt ist. So sehen wir Formen vom Typus von Danaus limniace durch Papilio dissimilis, P. indicus u. a. nachgeahmt (Abb. 355). Dabei stimmt P. dissimilis mit dem Vorbild in der Größe besser überein, während P. indicus der Mondflecke und der rotgelben Auszeichnungen entbehrt, welche bei P. dissimilis die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Papiliogruppe noch deutlich anzeigen. Vorzügliche Nachahmer ihrer Danainenvorbilder aus derselben Gruppe sind Papilio macaristus aus Borneo (imitiert Danaus praemacaristus) und P. epycides aus Indien (imitiert Dan. aglea). Die Gattung Euploea umfaßt Danainenformen mit breiten Flügeln von dunkelbrauner bis schwärzlicher Färbung mit weißen Flecken und oft sehr auffallendem blauem Schiller. Da sie offenbar sehr gut geschützt sind, finden sie eine Unmenge von Nachahmern unter den Papilioniden, den Nymphalinen, ja sogar unter verschiedenen Gruppen von bei Tage fliegenden Heteroceren. Im ostindischen Archipel und Neuguinea gehört die Danainengattung Hestia zu den auffallendsten Schmetterlingsformen. Die zarten dünnen Flügel dieser Tiere sind in scharfem Kontrast schwarz und weiß gefleckt und mit Adern entlang verlaufenden schwarzen Streifen ausgezeichnet. Man sollte niemals denken, daß manche Nachahmer dieser Hestien zu den Papilioniden gehören, so sehr weichen sie in jeder Beziehung von ihren übrigen Gattungsangehörigen ab. Und doch stimmt der auf den Philippinen vorkommende Papilio idaeoides Hüb. aufs täuschendste mit Hestia ide überein (Abb. 356). Ebenso wird man in dem Nachahmer des weitverbreiteten nordamerikanischen Danaus archippus, in Limenitis misippus nur nach genauem Studium einen „Eisvogel" erkennen.

Das gleiche gilt für gewisse Nachahmer der in Afrika besonders hervortretenden Acraeinen. Schwarz und gelblich-weiß sind die Grundfarben vieler Arten der Gattung Acraea. Dazu kommt bei den Männchen häufig ein sich scharf abhebendes Rot. Der westafrikanische Papilio ridleyanus White ♂, welcher Acraea egina Cram. ♂ nachahmt, weicht dadurch, auch durch die an der Spitze ausgezogenen, etwas durchschimmernden Flügel, ganz außerordentlich



Zu Tafel X: Mimikry und Mimikryringe afrikanischer Schmetterlinge.

Tafel X gibt einen Mimikryring wieder, in welchem 6, 7 und 11 geschützte Formen sind, 8, 9, 10, 12 und 13 mit ihnen fliegende, sie kopierende Formen darstellen. Die meisten nach Eltringham, einige nach Exemplaren des Berliner Zoologischen Museums. 12 stellt ein Exemplar aus der Natur dar, welches nicht so sehr in die Gruppe hineinpaßt als die aus Uganda, die auf dem Hinterflügel ein weißes Band haben.

1 Acraea egina Cram. ♂. Geschütztes Vorbild. 2 Pseudacraea boisduvali Doubl. ♂; **3 Papilio ridleyanus White.** ♂, Nachahmer, alle 3 nach Exemplaren des Freiburger Zoologischen Instituts. — **4 Planema vestalis Feld.** ♀. Vorbild. 5 Pseudacraea striata Butl. ♀. Nachahmer. 6 Planema poggei (welsoni) Dewitz. ♀ (nach Exemplar des Berliner Museums). 7 Planema macarista Sharpe. ♂ (nach Eltringham). **8 Pseudacraea kuenowi Dewitz.** ♂ (nach Eltringham). **9 Pseudacraea hobleyi** Neave. ♂ (nach Eltringham). **10 Precis rauana Grose Smith.** ♂ (nach Eltringham). **11 Acraea alciope** ♂ **forma aurivillii Staud** (nach Eltringham). **12 Elymnias phegea Fabr.** (nach Exemplar des Berliner Museums). **13 Papilio dardanus forma planemoides Trim (nach Eltringham).**

Tafel X.



W. Engels pinx.

Mimikry und Mimikryringe afrikanischer Schmetterlinge.

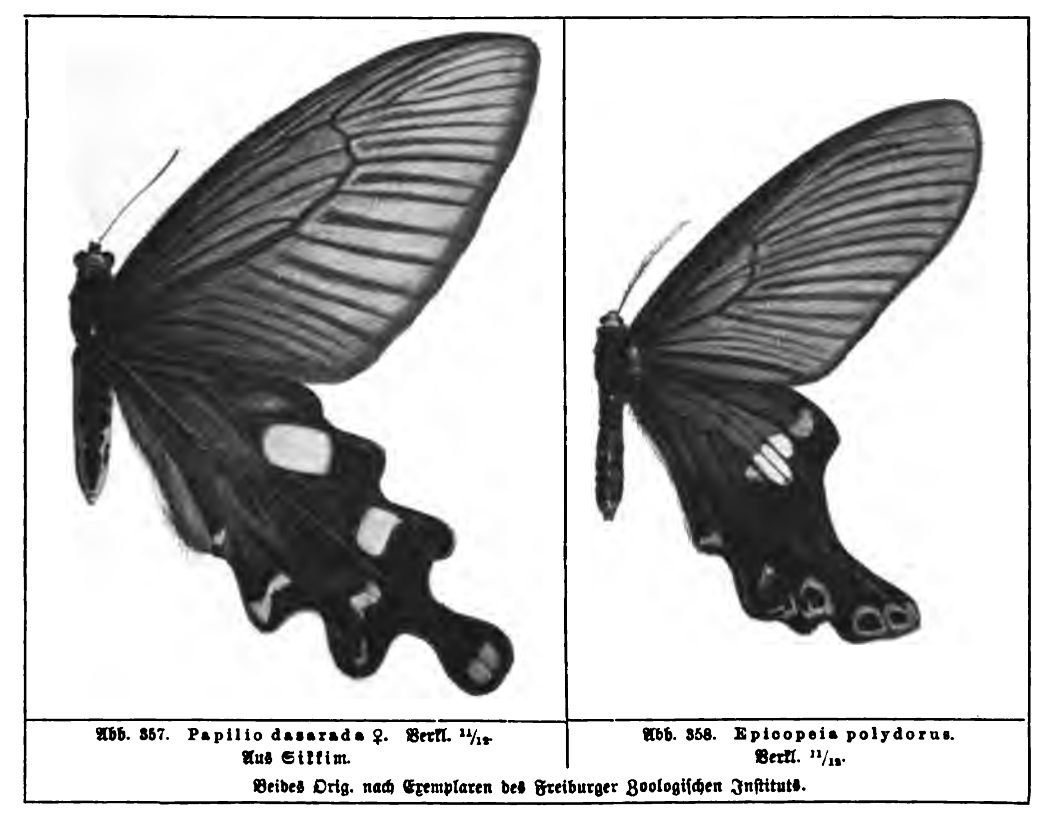


Abb. 357. Papilio dasarada ♀. Verkl. 11/12. Aus Sikkim.

Abb. 358. Epicopeia polydorus. Verkl. 11/12.

Beides Orig. nach Exemplaren des Freiburger Zoologischen Instituts.

stark von den übrigen Vertretern seiner Sippe ab (Taf. X Abb. 1 u. 2). Die gleiche Acraea egina wird übrigens auch durch die Nymphaline Pseudacraea boisduvalii Doubl. aufs trefflichste kopiert. Eine Acraeidengattung, welche der roten Flecken entbehrt, ist die Gattung Planema. Sie wird von einer großen Anzahl von Nymphalinen aus der Gattung Pseudacrea nachgeahmt (vgl. Taf. X Abb. 4 u. 5 usw. u. S. 408).

Diejenigen Schmetterlinge, welche Bates die Veranlassung zu den ersten Beobachtungen über Mimikryerscheinungen gaben, waren südamerikanische Arten. Sie gehörten den Familien der Ithomiinen und Heliconinen an, welche die Vorbilder liefern, während die Nachahmer Pieriden, auch Papilioniden und Heteroceren sind. Die Ithomiinen sind kleine zarte Urwaldfalter, bei denen die schwarz eingefaßten und schwarzgebänderten Flügel zwar oft einige gelbe Flecken aufweisen, in der Hauptsache aber durch Aufhellung glasartig durchsichtig erscheinen. Letztere Erscheinung ist nun auch bei den nachahmenden Pierinen zur Durchführung gelangt, wenn auch — und das ist besonders interessant und wichtig — der Weg, auf welchem die Aufhellung erreicht ist, bei den verschiedenen Gruppen ein ganz verschiedener ist. Die Flügelschuppen sind bei den Ithomiinen an den durchsichtigen Stellen anders geformt und viel kleiner als an den dunkelgefleckten Stellen. Bei den sie nachahmenden Pierinen, vor allem aus der Gattung Dismorphia, finden wir nur Verkleinerung der Schuppen, während bei gewissen Heteroceren, welche die gleichen Ithomiinen nachahmen, die Schuppen selbst durchsichtig und zum Teil vertikal gestellt sind Die Heliconinen finden ebenfalls in ihrer rotgelbschwarzen Tracht, in welcher hier und da noch weiße Flecken hervorstechen, Nachahmung durch Pierinen aus der Gattung Dismorphia, ferner durch Papilioarten und Heteroceren. Sehr täuschend ist z. B. die Nachahmung des Heliconius maior aus Ecuador

Tafel X

Zu Tafel X: Mimikry und Mimikryringe afrikanischer Schmetterlinge.

6—13 gibt einen Mimikryring wieder, in welchem *6, 7* und *11* geschützte Formen sind, *8, 9, 10, 12* und *13* mit ihnen fliegende, sie kopierende Formen darstellen. Die weißen nach Eltringham, einige nach Exemplaren des Berliner Zoologischen Museums. *12* stellt ein Exemplar aus der Natur dar, welches nicht so sehr in die Gruppe hineinpaßt als die ♀ aus Uganda, die auf dem Hinterflügel ein weißes Band haben.

1 **Acraea egina** Cram. ♂. Geschütztes Vorbild. *2* **Pseudacraea boisduvali** Doubl. ♂; *3* **Papilio ridleyanus** White. ♂; Nachahmer; alle 3 nach Exemplaren des Freiburger Zoologischen Instituts. — *4* **Planema vestalis** Feld. ♀. Modell. *5* **Pseudacraea striata** Butl. ♀. Nachahmer. *6* **Planema poggei (welsoni)** Dewitz. ♀ (nach Exemplar des Berliner Museums). *7* **Planema macarista** Sharpe. ♂ (nach Eltringham). *8* **Pseudacraea kuenowi** Dewitz. ♂ (nach Eltringham). *9* **Pseudacraea hobleyi** Neave ♂ (nach Eltringham). *10* **Precis rauana** Grose Smith. ♂ (nach Eltringham). *11* **Acraea alciope** ♂ forma **aurivillii** Staud (nach Eltringham). *12* **Elymnias phegea** Fabr. (nach Exemplar des Berliner Museums). *13* **Papilio dardanus** forma **planemoides** Trim (nach Eltringham).



durch einen Bären, eine Arctiide (Taf. IX Abb. 7 u. 8). Wir haben schon vorhin erörtert, daß es auch geschützte Papilioarten gibt, welche man zur Untergattung Pharmacophagus zusammenfaßt. Es sind das schlanke Schmetterlinge von dunkler Grundfarbe mit schwarzen radialen Streifen auf den Vorderflügeln und roten und weißen sehr auffallenden Flecken auf den schmalen, in Fortsätze auslaufenden Hinterflügeln. Die roten Flecken sind auch auf der Unterseite der Flügel sichtbar, so daß sie gemeinsam mit der roten Färbung der Bauchseite des Hinterleibs auch beim sitzenden Schmetterling als sehr auffallende Warnfarbe wirken. Sie werden in überraschender Weise nicht nur durch selbst ungeschütze Papilioarten, sondern auch durch Heteroceren nachgeahmt. So wird z. B. Pharmacophagus dasarada (Abb. 357) in Nordindien durch einen Papilio janaka imitiert und im gleichen Gebiete durch eine Heterocere aus der Familie der Epicopeiiden Epicopeia polydorus (Abb. 358). Die ganze Gattung Epicopeia besteht aus Arten, welche eine Reihe verschiedener Pharmakophagusarten nachahmen.

Früher haben wir schon erörtert, daß durch alle möglichen Anpassungen, wie die junge Nachkommenschaft, so auch vor allem die für die Erhaltung der Art besonders wertvollen Weibchen besser geschützt sind als die Männchen. Die Mimikryerscheinungen bringen uns weitere Belege für diese Gesetzmäßigkeit. In vielen Fällen sind die Männchen von Schmetterlingsarten vollkommen ungeschützt, während die Weibchen in ihrem Aussehen eine geschützte Schmetterlingsart nachahmen. Es ist aber kein Fall bekannt, in welchem das Männchen durch Mimikry geschützt wäre, das Weibchen dagegen nicht. Der vorhin erwähnte Danaus chrysippus wird nur von dem Weibchen von Hypolimnas missippus nachgeahmt, während das Männchen der letzteren Art auf seiner tiefschwarzen Oberseite drei auffallende weiße, am Rand blau schillernde Flecken zeigt. Die Pieride Perhybris pyrrha aus Peru, welche im weiblichen Geschlecht vollkommen einem Heliconius gleicht, sieht im männlichen Geschlecht auf der Oberseite der Flügel mit der bei Pieriden üblichen weißschwarzen Zeichnung fast wie ein Kohlweißling aus, während die Unterseite schon Andeutungen des Heliconidenmusters zeigt (vgl. Taf. IX Abb. 5 u. 6).

Bei manchen Arten können wir einen sehr merkwürdigen Polymorphismus konstatieren. So treten bei dem auf den Sundainseln, z. B. auf Java, häufig vorkommenden Papilio memnon zwei Weibchenformen auf; das Männchen ist einfach dunkel gestreift und besitzt an den Hinterflügeln keine Schwalbenschwanzfortsätze. Ihm sieht in Zeichnung und Form die eine Weibchenform vollkommen ähnlich. Nun gibt es im gleichen Gebiet eine zweite Weibchenform, die man auch aus den nämlichen Gelegen mit den typischen Männchen und Weibchen gezüchtet hat. Sie hat viel hellere Vorderflügel, gelbe Flecken statt der roten der typischen Männchen und Weibchen und sehr auffallende weiße Bänder auf den schlanken, zugespitzten, schwalbenschwanzähnlichen Hinterflügeln. Dieses abweichende Weibchen entspricht einem im gleichen Gebiet fliegenden Pharmacophagus (Ph. Coon). Die Erscheinungen des Dimorphismus können dadurch weiterhin kompliziert werden, daß Männchen und Weibchen zwei verschiedenen geschützten Arten ähnlich sehen.

Die größten Schwierigkeiten bereiteten aber der Forschung diejenigen Arten, bei denen der Polymorphismus so weit ging, daß zu einer Männchenform eine ganze Reihe von Weibchenformen gehören, von denen jede eine andere geschützte Schmetterlingsart nachahmt. Ein berühmtes Beispiel bietet uns der afrikanische Papilio dardanus (meist unter dem Namen P. merope aufgeführt) dar, dessen verschiedene Weibchenformen man früher für lauter verschiedene Arten hielt, wobei es nur immer auffiel, daß man von den betreffenden Arten stets nur Weibchen in den Sammlungen hatte. Seither ist nachgewiesen worden, daß die sämt-

lichen Weibchenformen in einer Brut aus demselben Gelege gezüchtet werden können, was ihre Zusammengehörigkeit unbezweifelbar machte. Papilio dardanus ist durch ganz Afrika südlich der Sahara in einer Reihe von Unterarten verbreitet.

Die Unterart, welche in Madagaskar vorkommt (P. dardanus marianus Feld.), besitzt Männchen und Weibchen, die sich nicht nur im Besitz des Schwalbenschwanzfortsatzes, sondern auch im schwefelgelben Grundton und der schwarzen Fleckung vollkommen gleichsehen. Die in Abessinien vorkommende Unterart wird als Papilio dardanus antinorii Oberthür unterschieden. Bei ihr sind gewöhnlich die Männchen und Weibchen auch einander gleich. Es kommen aber als seltene Ausnahmen bei ihr Weibchenformen vor, die zwar den Schwalbenschwanz besitzen, aber andere Färbungen aufweisen und darin an die sogleich zu erwähnenden schwanzlosen Weibchenformen erinnern. Im übrigen tropischen Afrika ist nämlich stets nur das Männchen von Papilio dardanus geschwänzt, und die Weibchen imitieren eine Reihe von verschiedenen geschützten Schmetterlingen, die ungeschwänzt sind. Die besonders genau untersuchte Unterart wird als Papilio dardanus bezeichnet. Bei ihr treten vier Weibchenformen auf. Die eine, als forma trophonius benannt, erinnert uns sofort an eine Danaine, die wir bereits oben als Vorbild für das Weibchen von Hypolimnas missipus kennen gelernt haben, an Danaus chrysippus. Sie besitzt lebhaft rotgelb gefärbte Flügel mit weißen und schwarzen Flecken. Die zweite Weibchenform wird als forma hippocoon bezeichnet. Sie ahmt eine andere Danaine, Amauris niavius, nach. Es ist das ein Schmetterling mit weißen Flecken auf Vorder- und Hinterflügeln, welch letztere eine stark verdunkelte Hinterrandzone besitzen. Dieser Form ähnelt die dritte, die forma cenea, welche ebenfalls eine Amaurisart imitiert bzw. zwei solchen gleichsieht. Es sind dies Amauris echeria und albimaculata, bei denen die Flecken der Vorderflügel kleiner und die hellen Stellen der Hinterflügel gelb gefärbt sind. Während die beschriebenen drei Weibchenformen alle Danainen nachahmen, hat die vierte forma planemoïdes eine Acraeide Planema poggei (vgl. Taf. X Abb. 6 u. 13) zum Vorbild.

Die afrikanische Pierine Leuceronia argia besitzt ebenfalls eine unvariable Männchenform, während die vielgestaltigen Weibchen (vgl. Taf. X Abb. 11) geschützte Arten aus den Gattungen Belenois, Mylothris, Phrissura und Pinacopteryx nachahmen.

Für das Verständnis der Mimikryerscheinungen sind folgende Beobachtungen von Bedeutung:

Die geschützten Arten zerfallen vielfach in Varietäten, welche durch Färbung oder Zeichnung sich unerheblich voneinander unterscheiden. Diese Varietäten sind vielfach geographische Rassen, welche jeweils auf ein bestimmtes Gebiet beschränkt sind. In vielen Fällen können wir nun nachweisen, daß die jene geschützten Arten nachahmenden Mimikryformen in jedem Gebiet in einer Parallelform vorkommen, welche in gleichem Sinn verändert ist wie ihr Vorbild. Solche Beobachtungen sind z. B. in Afrika an den Arten der beiden Pierinengattungen Mylothris und Phrissura gemacht worden. So entsprechen sich nach Dixey in Ostafrika Mylothris narcissus und Phrissura lasti, in Uganda M. sp. (unbestimmt) und P. sylvia, am Kongo M. asphodelus und P. perlucens, in Westafrika M. bernice und P. sp. (unbestimmt). In Südamerika werden geschützte Ithomiinen, Heliconinen, Danainen und Nymphalinen durch Weibchen von Pierinen nachgeahmt. Es zeigt sich nun, daß die betreffenden Formenpaare (oder, wie wir später (S. 407) sehen werden, Formengruppen oder Ringe) durch das weite Gebiet der südamerikanischen Tropen immer in gleichsinnig abgeänderten Varietäten verbreitet sind. Man findet die Formen in Guatemala und Nicaragua mit Längsstreifen auf den Flügeln, in Venezuela sind die Streifen aufgelöst, ein leichtes

Übergreifen der roten Grundfarbe über das Gelb der Flügelspitze macht sich bemerkbar. In Trinidad wird ein allgemeines Ablassen der Grundfarbe durch Zunahme des gelben Pigments bedingt. In Guyana sind die Streifen noch weiter aufgelöst, eine allgemeine Verdunkelung, besonders der Hinterflügel hat stattgefunden. In Ostbrasilien sehen die Tiere ähnlich aus wie in Trinidad, doch ist der gelbe Strich auf dem Hinterflügel deutlicher; am Apex findet sich ein blasser Fleck, und die dunkle Fläche ist weniger aufgelöst. In Ega am oberen Amazonas ist über die Flügel aller Vertreter der Gruppe ein eigenartiger kastanienbrauner Ton ausgegossen. In Peru zeigt sich vollkommene Fleckenlosigkeit; der Apex ist einheitlich dunkel. Und schließlich in Ecuador sind die Streifen ganz verschwunden, und auch die Flecken, sind ganz eingehüllt in die dunkelbraune Färbung von Apex und einem großen Teil von Vorder- und Hinterflügel.

Betrachtet man größere Schmetterlingssammlungen aus bestimmten Gegenden der Erde, so fällt es auf, daß überhaupt vielfach Tagschmetterlinge aus ganz verschiedenen Familien und Gattungen gewisse Übereinstimmung in Färbung und Zeichnung aufweisen, wenn sie aus derselben Gegend stammen. Man kann direkt von Uniformen der betreffenden Regionen sprechen, wie dies Döderlein getan hat, indem er darauf aufmerksam machte, daß in Südamerika braun-gelb-schwarze, in Afrika grünschwarze, in Indien metallisch glänzende Färbung der Tagschmetterlinge sehr häufig sei. Die Gründe, welche diese Uniformen erzeugt haben, sind uns in der Hauptsache noch unbekannt. Einen gewissen Einblick in die sie bestimmenden Zusammenhänge haben die zuerst von Fritz Müller in Brasilien angestellten Beobachtungen über die sogenannten Mimikry-Ringe der Schmetterlinge verschafft. Ihm war zuerst aufgefallen, daß vielfach nicht nur genießbare Schmetterlinge den immunen Formen ähnlich waren, sondern daß z. B. in der von ihm bewohnten Gegend Danainen, Ithomiinen und Heliconinen sich untereinander auffällig glichen. An Fritz Müllers Wohnort Blumenau in Brasilien sind es die Danainen Lycorea sp., die Helikoninen Heliconius eucrate und Eueides isabella und die Ithomiinen Mechanitis lysimnia und Melinaea sp., welche, obwohl alle immunen Gattungen angehörig, sich in den großen Zügen in Färbung, Zeichnung und Flügelschnitt ähneln (vgl. die Bahiaformen Taf. IX Abb. 1—4). Wie die oben erwähnten Paare, so findet man nun in den einzelnen Teilen Südamerikas diesem entsprechende Ringe, deren Arten jeweils einander entsprechend gestaltet und gefärbt sind. Seither sind viele derartige Beobachtungen gemacht worden, und speziell in Afrika hat man unter den Acraeinen-Nachahmern derartige Ringe nachgewiesen. Nach dem Vorgang von Fritz Müller faßt man diese Ringe als Versicherungsgesellschaften auf Gegenseitigkeit auf. Fritz Müller hat selbst beobachtet, daß die insektenfressenden Vögel als junge Tiere immer durch Erfahrung erst lernen müssen, daß die Schmetterlinge aus gewissen Gattungen schlecht schmecken und ungenießbar sind. Wenn die jungen Vögel Erfahrungen sammeln, so fallen ihnen sehr viele Schmetterlinge auch aus den immunen Arten zum Opfer, bis sie durch Erfahrung klug geworden, jene auffallenden Formen verschonen. So ist es also ein Vorteil für alle in einem Ring vereinigten Arten, einander ähnlich zu sehen; denn, indem die Vögel ihre Erfahrungen an beliebigen Exemplaren irgendeiner Art des Ringes machen, die Nutzanwendung aber auf dessen sämtliche Mitglieder übertragen, entfällt auf jede der Arten eine kleinere Anzahl von Opfern. Wie seither besonders in Afrika durchgeführte statistische Untersuchungen festgestellt haben, sind die in einem Ring zusammengeschlossenen immunen Arten stets relativ häufige individuenreiche Formen. Zwischen ihnen kommen die nichtimmunen Nachahmer immer nur vereinzelt vor. Wir finden solche Ringe nicht nur unter den Heliconiern Südamerikas und den Acraeinen Afrikas, sondern auch unter den Euploeen und

Danainen Südasiens. Eine solche Kombination um die ungenießbare Pieridengattung Mylothris sich gruppierender Pieriden, Lycäniden usw. ist auf Taf. IX Abb. 11—15 dargestellt. Unter ihnen ist Leuceronia argia die einzige ungeschützte Form, Belenois thysa, Pinacopteryx rubrobasalis, Phrissura phoebe und Mylothris agathina gehören alle geschützten Gattungen an. Meist handelt es sich da um ganze Gruppen einander ähnlich sehender und vielfach gemeinsam fliegender Arten derselben immunen Gattung, welche dann von einer ganzen Reihe wohlschmeckender Arten nachgeahmt werden. Es gibt z. B. eine ganz große Zahl von Papilioarten, welche die schwarzweißgestreiften Danausarten mehr oder minder getreu kopieren (vgl. Abb. 355 u. Abb. 356). Diese Ringbildung beschränkt sich nicht nur auf die Schmetterlinge, sondern wir finden ähnliches bei den Nachahmern mit Warnfarben versehener Stachelimmen und Käfer. Es ist sehr auffallend, daß man, wie speziell die Untersuchungen englischer Naturforscher in Afrika nachgewiesen haben, Modelle und Nachahmer oft an einem Ort, an einem Tag und an der gleichen Blume fangen kann. So sammelte z. B. Dixey bei Eastlondon in Südafrika Wespen, Brakoniden, Nachtschmetterlinge, Wanzen, Fliegen, Käfer von derselben Warnfarben-Uniform an einem Baum. Es ist ganz interessant, einmal eine der Statistiken zu reproduzieren, welche durch von Poulton beauftragte Sammler in Uganda aufgestellt wurden. In der gleichen Gegend wurden an einem Tag 240 Exemplare von Schmetterlingen gefangen, die zu einem solchen Ring gehörten. Die immunen Arten in diesem Ring waren Planema macarista Sh. (Taf. X Abb. 7), von dem 81 Exemplare, Planema poggei (nelsoni) Dew. (Taf. X Abb. 6), von welchem 12 Exemplare, und die sie beide im weiblichen Geschlecht imitierende Acraea alciope forma aurivillii staud. (Taf. X Abb 11), von der 49 Exemplare gefangen wurden; dazu kamen 35 der nicht mimetischen Männchen der gleichen Art. Demgegenüber wurden von den genießbaren Nymphaliden Pseudacraea hobleyi Neave (Taf. X Abb. 9) 36 Exemplare, von P. kuenovi hypoxantha Dew. (Taf. X Abb. 8) 2 Stück, von P. albostriata in einigen Varietäten 21 Stück erbeutet. Dazu kamen von Papilio dardanus dardanus forma planemoides (Taf. X Abb. 13) 4 Exemplare, also 63 der genießbaren Formen gegen 177 der immunen Mitglieder des Ringes.

Dieser Planema poggei-Ring, zu dem außer den genannten Arten noch Precis rauana (Taf. X Abb. 10) und eine Form von Elymnias phegea (Taf. X Abb. 12) gehören, ist eines der schönsten Beispiele für den Einfluß einer sehr gut geschützten Form auf eine ganze Anzahl anderer geschützter und ungeschützter Arten. Es scheint, daß der Ring mit der Mehrzahl seiner Mitglieder sich im ganzen Verbreitungsgebiet von Planema poggei findet. Sie alle wurden zuerst aus Westafrika bekannt, erstrecken sich aber wie viele westafrikanische Formen nach neuen Funden bis ins Seengebiet.

h) Aktive Färbungsanpassung.

Ehe wir uns der Deutung der erörterten Erscheinungen zuwenden, wird es gut sein, noch ein Gebiet ins Auge zu fassen, welches uns eventuell wichtige Gesichtspunkte für diesen Zweck liefern kann. Es ist schon seit langer Zeit beobachtet worden, daß gewisse Tiere die Fähigkeit haben, ihre Färbung zu verändern. Meist beruht diese Fähigkeit auf dem Vermögen, verschieden gefärbte Pigmente, die in der Haut der betreffenden Tiere enthalten sind, zu verschieben und damit eine wechselnde Anordnung der gefärbten Partikelchen zu erzielen. Nicht immer lassen diese Färbungsänderungen Beziehungen zu dem Problem der schützenden Ähnlichkeit erkennen. Vielfach erfolgen sie unter dem Einfluß physiologischer Reize, die zunächst gar nichts mit dem Schutzbedürfnis der Tiere zu tun haben. So ist z. B. in neuerer Zeit vielfach bezweifelt worden, daß die bekannte Farbveränderlichkeit des Chamäleons eine

Schutzanpassung sei. Einerlei, welche primären Ursachen und welche besonderen Bedeutungen die Verschiebbarkeit der Farbstoffe in der Haut vieler Tiere haben mag, es ist wohl nicht zu bezweifeln, daß sie bei einer Reihe von Formen dazu dient, das Tier seiner Umgebung ähnlich zu machen. Unter den marinen Crustaceen gibt es eine beträchtliche Anzahl von Formen, welche die Fähigkeit aktiver Färbungsveränderung dem Besitz von sogenannten Chromatophoren verdanken. Es sind dies fein verzweigte ein- oder mehrzellige Bildungen, in denen die Farbstoffe in Gestalt von feinen Pigmenten verteilt sind. In den feinen Ausläufern der Chromatophoren bewegt sich das Pigment und kann so einmal an einem Punkte konzentriert, dann wieder über eine größere Region des Körpers ausgebreitet werden. So kann der Körper nicht nur durch die Bewegungen des Pigmentes bald hell und bald dunkel gefärbt erscheinen, sondern, da in den Chromatophoren verschiedenfarbige Pigmente enthalten sein können, so erzeugt deren Kombination alle möglichen Farbtöne: blau und gelb übereinander gedeckt ergibt grüne Färbung; rot und blau violett, gelb und rot braun usw. usw. Indem nun in einzelnen Regionen des Körpers das Pigment in den Chromatophoren zusammengezogen, in andern ausgebreitet wird, oder indem die Farbstoffpigmente in den verschiedenen Teilen des Körpers in verschiedener Weise und verschiedener Menge miteinander kombiniert werden, können alle möglichen Zeichnungen, Fleckungen, Streifungen und Bänderungen des Körpers hervorgebracht werden. Die Chromatophoren stehen unter dem Einfluß des Zentralnervensystems. Die Bewegung des Pigmentes in ihnen wird bei manchen der untersuchten Arten in einer offenkundigen Weise durch die auf das Auge wirkenden Reize beeinflußt.

So sehen wir denn z. B. bei dem kleinen Dekapodenkrebs Virbius (-Hippolyte) varians, einem häufigen Bewohner der Strandregion an den europäischen Küsten, Individuen in allen möglichen Färbungen auftreten. Die Tiere sind Bewohner der Algenrasen, und zwar kommen sie auf allen möglichen Algenformen vor. Man findet sie ebensogut auf den Grünalgen als auf den Brauntangen; sie leben auf den roten, rotweiß oder braunweiß gestreiften Florideen, kurz, auf Pflanzen der allerverschiedensten Färbung. Sammeln wir in einer Region, in welcher dieser Krebs häufig ist, Algen ein, so kann es uns passieren, daß wir, ohne es zu merken, eine Menge der kleinen Krebse miterbeuten. Wir konnten sie beim Sammeln nicht wahrnehmen, da sie jeweils der Pflanze, auf der sie saßen, in wunderbarer Weise ähnlich sahen. Auf der Tafel XI sind eine Anzahl solcher Färbungstypen dieser eigenartigen Garneele dargestellt. Wenn wir unsere Algen in einem großen Glasgefäß ordentlich durcheinanderschütteln, dann werden die Krebse mit einemmal alle sichtbar. Sie müssen die Unterlage, an der sie angeklammert waren, loslassen und halten sich fest, wo sie gerade hinkommen. Da sitzt dann ein roter Krebs auf einer grünen Alge, ein brauner auf einer weißlichen, ein dunkelgrün und gelblich gestreifter auf einer Rotalge; kurz, alle die Tierchen, die auf eine verkehrte Unterlage geraten sind, stechen erheblich von derselben ab. Dabei bleibt es aber nicht lange, sondern nach Ablauf von einigen Stunden sind alle die Tiere auf die Unterlage zurückgekehrt, der sie ähnlich waren. Sie haben dieselbe wieder aufgesucht. Hindern wir sie aber daran, indem wir z. B. Individuen mit allen möglichen Färbungen auf einen gleichmäßig grünen Untergrund setzen, so haben wir bald Gelegenheit, die Wirksamkeit der Chromatophoren, die Folgen der Pigmentverschiebung, festzustellen. Jedes der Tierchen, ob es nun vorher rot, braun, gesprenkelt oder gestreift war, ist nach Ablauf einer gewissen Zeit gleichmäßig grün geworden. Und das entsprechende Resultat erhalten wir für jede beliebige Farbe des Untergrundes, die wir gewählt haben. Die Tiere haben also durch eine aktive Tätigkeit sich selbst dem Untergrund, auf dem sie sitzen, ähnlich gemacht.

Virbius ist nun nicht die einzige Krebsform, welche diese eigentümliche Fähigkeit besitzt. Im Gegenteil, sie ist eine weitverbreitete Erscheinung, und die Mehrzahl der früher erwähnten, durch Schutzfärbung geschützten Krebse mag wohl einer solchen Pigmentverschiebung jene nützliche Eigenschaft verdanken. Ich erinnere nur z. B. an die Galatheiden, welche jeweils entsprechend den Korallenstöcken, auf denen sie sitzen, gefärbt sind, oder an jene kleinen Krebse, welche, zwischen den schwarz- und weißgebänderten Stacheln von Seeigeln wohnend, deren Streifung nachahmen (vgl. S. 386, Abb. 338).

Die gleiche Fähigkeit der Färbungsveränderung mit Hilfe von Chromatophoren finden wir noch bei Tintenfischen, Fischen, Amphibien und Reptilien. Unter den Amphibien sind es vor allem die Laub- und Baumfrösche, welche diese Eigenschaft besitzen. Unter den Reptilien kehrt sie in den verschiedensten Abteilungen wieder, außer bei den Chamäleons unter den Iguanidae bei den Arten der Gattung Anolis, unter den Agamidae bei der Gattung Calotes, wo uns also zwischen Angehörigen der beiden Familien eine ähnliche Konvergenz entgegentritt, wie sie schon im 1. Bd., S. 76 hervorgehoben wurde. Speziell für die Fische sind viele Beispiele bekannt, welche beweisen, daß sie sich durch aktive Veränderung ihrer Umgebung ähnlich machen können. Das gilt z. B. für viele Bodenfische, wie z. B. Schollen, Steinbutt, Heilbutt, auch Rochen. Bei diesen (Schollen) hat man den Zusammenhang mit dem Zentralnervensystem aufs klarste dadurch bewiesen, daß man durch Durchschneidung einzelner Spinalnerven die von ihnen beherrschten Körperregionen dem Einfluß des Zentralnervensystems entzog. Dann wurden die Tiere zebraähnlich gestreift.

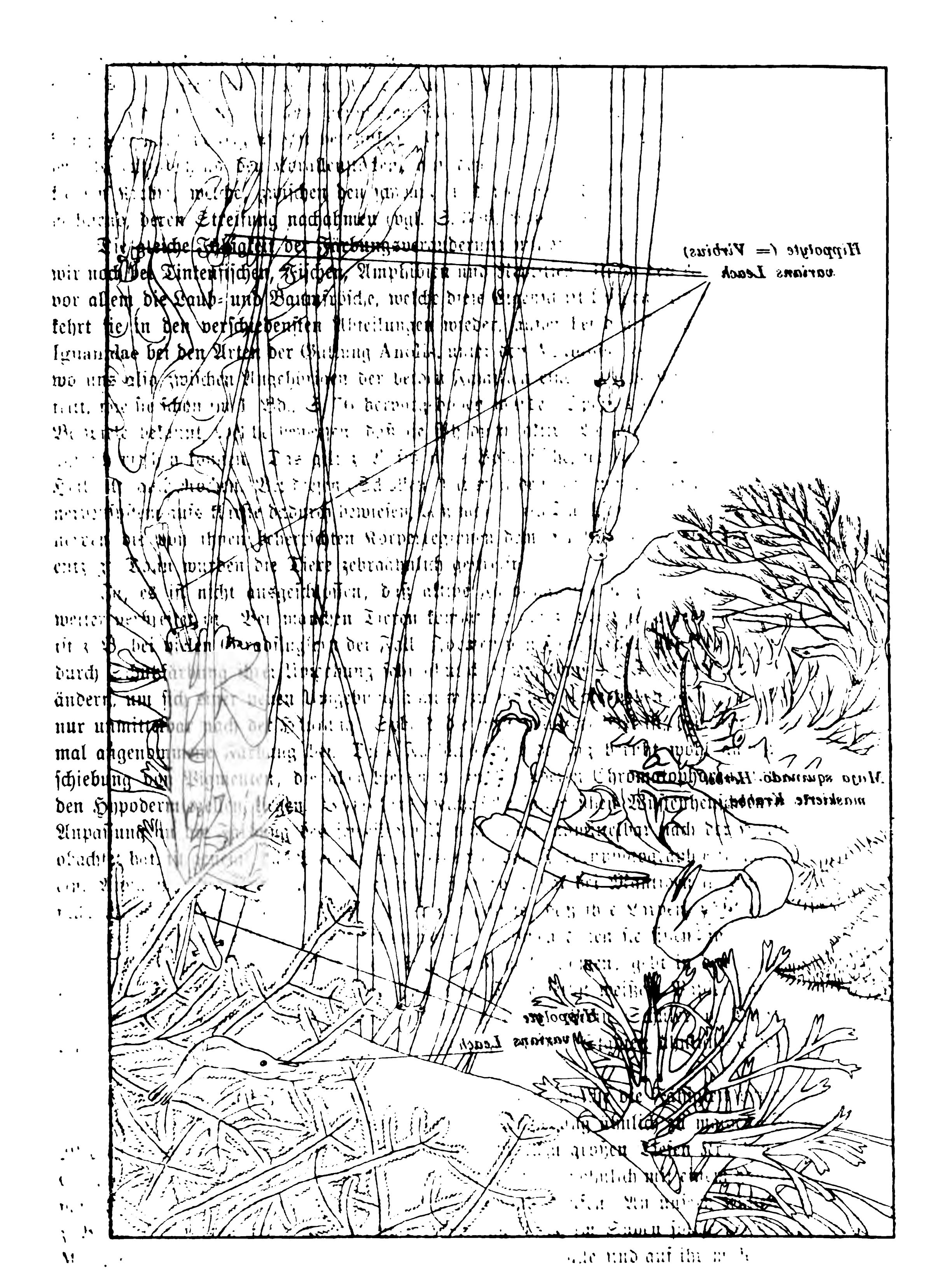
Ja, es ist nicht ausgeschlossen, daß aktive Färbungsänderung im Tierreich noch viel weiter verbreitet ist. Bei manchen Tieren kommt sie als zeitweilige Eigenschaft vor. Das ist z. B. bei vielen Geradflüglern der Fall. Formen von Heuschrecken und Mantiden, welche durch Schutzfärbung ihrer Umgebung sehr ähnlich sehen, können z. T. diese Färbungen verändern, um sich einer neuen Umgebung ähnlich zu machen Sie haben diese Fähigkeit aber nur unmittelbar nach der Häutung. Sobald die neue Haut erhärtet ist, behalten sie die einmal angenommene Färbung bei. Diese Färbungsveränderung beruht wohl auch auf Verschiebung von Pigmenten, die aber hier nicht in besonderen Chromatophoren, sondern in den Hypodermiszellen liegen. Vosseler, welcher bei algerischen Wüstenheuschrecken aktive Anpassung an die Färbung des jeweiligen Untergrundes unmittelbar nach der Häutung beobachtet hat, ist geneigt, das Phänomen auf eine Art von Farbenphotographie zurückzuführen, eine Annahme, die mir unnötig erscheint. Shelford hat bei Mantiden in Borneo ebenfalls aktive Farbenänderung festgestellt; er beobachtete, daß ihre Larven, z. B. von Hierodula superstitiosa, alle möglichen Blumenarten, zwischen denen sie sitzen, in der Färbung imitieren können. Die Fähigkeit, den Untergrund nachzuahmen, geht in den Stadien unmittelbar nach der Häutung so weit, daß diese Tiere selbst weißem Papier ganz ähnlich werden, wenn man sie zwingt, auf solchem zu sitzen. Mein Schüler v. Dobkiewicz konnte bei Dixippus und Sphodromantis in jugendlichen Stadien ähnliche Erfahrungen machen.

Es gibt nun noch eine weitere Gruppe von Tieren, welche die Fähigkeit haben, durch sogar ziemlich komplizierte Handlungen sich ihrer Umgebung ähnlich zu machen. In allen Meeren kommen in der Strandregion und in nicht allzu großen Tiefen Krabben aus der Gruppe der Dreieckskrabben (Oxyrrhynchen) vor, welche gewöhnlich mit einem ganzen Wald von Pflanzen und sessilen Tieren auf dem Rücken umherlaufen. An unsern Küsten sind es z. B. im Norden vor allem Angehörige der Gattung Hyas, im Süden solche der Gattungen Maia, Pisa und vieler anderer (vgl. Farbentafel XI). Sie alle sind auf ihrem Rückenpanzer



Farbenanpassungen.

Zu Tafel XI.





Farbenanpassungen.

und zum Teil auch auf den Extremitäten mit Reihen von kleinen Chitinhäkchen versehen, welche ungefähr wie Angelhaken aussehen (Abb. 359). Dieselben dienen auch tatsächlich dazu, die auf dem Rücken befestigten Gegenstände fest anzuhaken. Man kann nun die Krabben gar nicht selten dabei beobachten, wie sie mit ihren Scherenfüßen Stücke von Algenpflanzen, von Hydroidpolypen, von Ascidienkolonien u. dgl. abpflücken, auf ihren Rücken heben und dort an jenen Angelhaken festmachen. Die Pflanzen und Tierstöcke pflegen auf dem Rücken der Krabbe anzuwachsen und bieten nun den Tieren eine sie verbergende Hülle dar. Deren Wirkung wird noch dadurch erhöht, daß die Krabben immer die Umgebung derjenigen Pflanzen oder Tiere aufsuchen, von denen sie Vertreter auf sich selbst herumtragen. Wenn sie sich also selbst einer bestimmten Partie des bewachsenen Meeresbodens ähnlich gemacht haben, suchen sie eine solche Umgebung, in der sie dann für den Beobachter verschwinden, immer wieder auf. Mit diesen Krabben haben verschiedene Forscher, so Aurivillius und Minkiewicz, Versuche angestellt, aus denen hervorgeht, daß die Tiere in irgendeiner Weise die farbige Umgebung zu erkennen vermögen, und daß sie eine Umgebung, an die sie sich durch längeren Aufenthalt gewöhnt haben, immer wieder aufsuchen. Es hat sich ferner gezeigt, daß sie in Aquarien, in denen man ihnen Fetzen von Seidenpapier von verschiedenster Färbung zur Verfügung stellte, ihren Rücken stets mit Stücken in derjenigen Farbe dekorierten, an welche sie durch längere Erfahrung als Umgebungsfarbe gewöhnt worden waren. Hatte man sie z. B. längere Zeit in einem Becken gehalten, dessen Boden einen roten Farbton hatte, so wählten sie aus ihnen dargebotenen Stücken von grünem, rotem, gelbem und blauem Seidenpapier immer die roten Stücke aus, um damit ihren Rücken zu bepflanzen. Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß diese Krabben die Fähigkeit haben müssen, mit ihren Sinnesorganen die Farbe oder sonstige Beschaffenheit ihrer Umgebung zu erkennen, und daß sie bestimmte Handlungen ausführen, um sich dieser Umgebung ähnlich zu machen. Ähnlich wie bei den oben behandelten kleinen Garneelen aus der Gattung Virbius ist auch bei ihnen konstatiert worden, daß sie so lange unruhig sind, als sie in fremdartiger Umgebung verweilen und daran verhindert sind, sich der neuen Umgebung ähnlich zu machen. Sobald sie aber in einer Umgebung sind, mit der sie vollkommen harmonieren, sind sie vollkommen ruhig, führen nur langsame Bewegungen aus und haben keine Neigung, bei drohender Gefahr ins Weite zu fliehen.

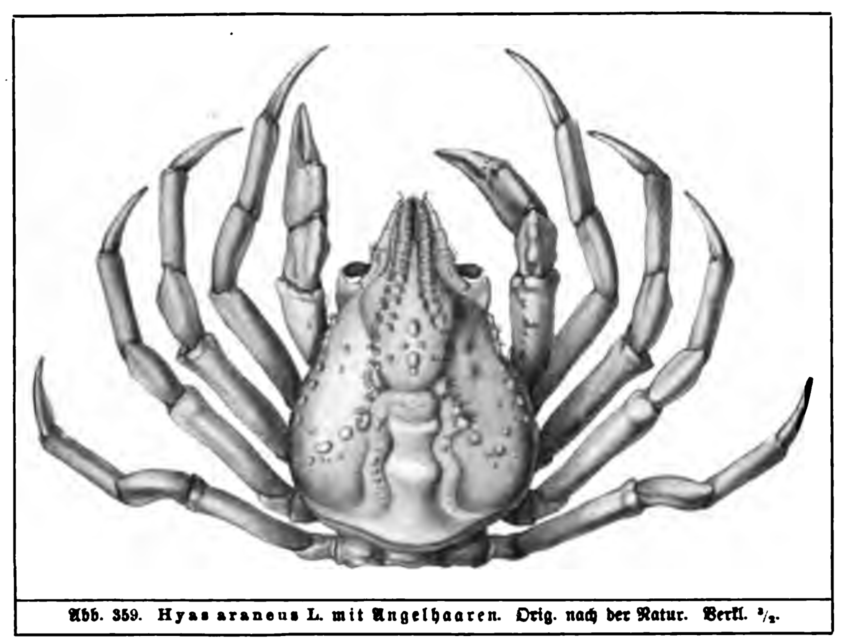


Abb. 359. Hyas araneus L. mit Angelhaaren. Orig. nach der Natur. Verkl. $^{1}/_{2}$.

i) Die Bedeutung der schützenden Ähnlichkeit und Mimikry.

Wir haben in den letzten Abschnitten bei der Darstellung der schützenden Ähnlichkeit und Mimikry keinen Zweifel darüber gelassen, daß wir die dort geschilderten merkwürdigen Erscheinungen den Schutzanpassungen der Tiere zurechnen. Anlaß zu dieser Deutung gab uns schon das Benehmen der betreffenden Tierarten, die sich, auch wenn sie sonst ganz wehrlos sind, unter dem Schutze der Ähnlichkeit mit ihrer Umgebung vollkommen verhielten wie stark gepanzerte oder sonstwie wehrhafte oder wie in einem Versteck befindliche Tiere. Eine Menge von Beobachtungen beweisen uns, daß sie alle zu vielverfolgten Tiergruppen gehören. Ihre Feinde sind alles gewandte Tiere mit guten Sinnesorganen und vor allem mit hochentwickelten Sehwerkzeugen. Viele Naturforscher haben, sowohl bei uns zu Lande als auch in exotischen Gegenden festgestellt, daß es hauptsächlich höhere Tiere sind, welche diejenigen Gruppen verfolgen, denen die wichtigsten Beispiele für schützende Ähnlichkeit entnommen werden können. Ein Blick in das frühere Kapitel über die Tierfresser genügt, um diese Tatsache zu bekräftigen. Krabben und Garneelen haben ihre wichtigsten Verfolger in Tintenfischen, Fischen, Vögeln und Säugetieren. Wie sehr die Insekten Verfolgungen ausgesetzt sind, davon haben wir viele Beispiele gegeben. Es genügt vielleicht, hier noch einmal aufmerksam zu machen, in wie hohem Maße die Schmetterlinge von Affen, Vögeln, Eidechsen, ja, selbst von anderen Insekten, wie vor allem Gespensterheuschrecken, großen Libellen und Raubfliegen (Asilidae) verfolgt werden. Alles das sind Tiere, welche mit vorzüglichen Sehwerkzeugen versehen sind, gegen welche also eine schützende Ähnlichkeit wirklich wirksam werden kann. Es gibt nun auch eine ganze Anzahl von Beobachtungen, welche beweisen, daß tatsächlich die schützende Ähnlichkeit einen Wert für die betr. Tierarten hat. So konnte Cesnola nachweisen, daß die Schutzfärbung bei der Gottesanbeterin wirksam ist. Das eigenartige Raubinsekt kommt in zwei Varietäten vor, einer braunen und einer grünen. Die braune wird hauptsächlich zwischen dürren, die grüne zwischen grünen Pflanzenteilen gefunden. In dieser ihrer normalen Umgebung ist sie vor Verfolgern relativ gut geschützt. Cesnola hat nun eine größere Anzahl Gottesanbeterinnen der grünen und braunen Varietät zur Hälfte je auf der ihnen ähnlichen, zur andern Hälfte auf ihnen unähnlicher Unterlage im Freien angebunden. Es stellte sich heraus, daß die insektenfressenden Vögel sehr bald die meisten auf ungeeigneter Unterlage angebundenen Individuen entdeckt und gefressen hatten, während die auf der ihnen ähnlichen Unterlage befindlichen Exemplare infolge der schützenden Ähnlichkeit zum größeren Teil verschont blieben. Ähnliche Versuche hat man mit den Puppen des kleinen Fuchses (Vanessa urticae) gemacht, und zwar mit ganz analogem Resultat. Die Beobachtungen in freier Natur weisen auch immer wieder auf den gleichen Zusammenhang hin.

Ich habe schon früher darauf aufmerksam gemacht, daß auch die durch schützende Ähnlichkeit ausgezeichneten Tiere selbst ausnahmslos den höheren Gruppen des Tierreichs angehören. Es sind vor allem Glieder- und Wirbeltiere. Also jene Formen, welche mit dem Besitz hochentwickelter Sinnesorgane die höchststehenden Instinkte und psychischen Fähigkeiten verbinden. Stets ist also die eine Voraussetzung erfüllt, daß die betreffenden Tiere die Fähigkeit haben, sich in ähnlicher Weise, wie wir das im vorigen Abschnitt für die Garneelen und Krabben kennen lernten, bei dem Wirksamwerden der schützenden Ähnlichkeit durch eigene Handlungen zu beteiligen. Das Benehmen der Tiere muß stets mit den von ihnen nachgeahmten Gegenständen ihrer Umgebung harmonieren. Wir haben immer wieder bei der Besprechung der einzelnen Fälle auf diese Zusammenhänge hingewiesen. Ein Bei-

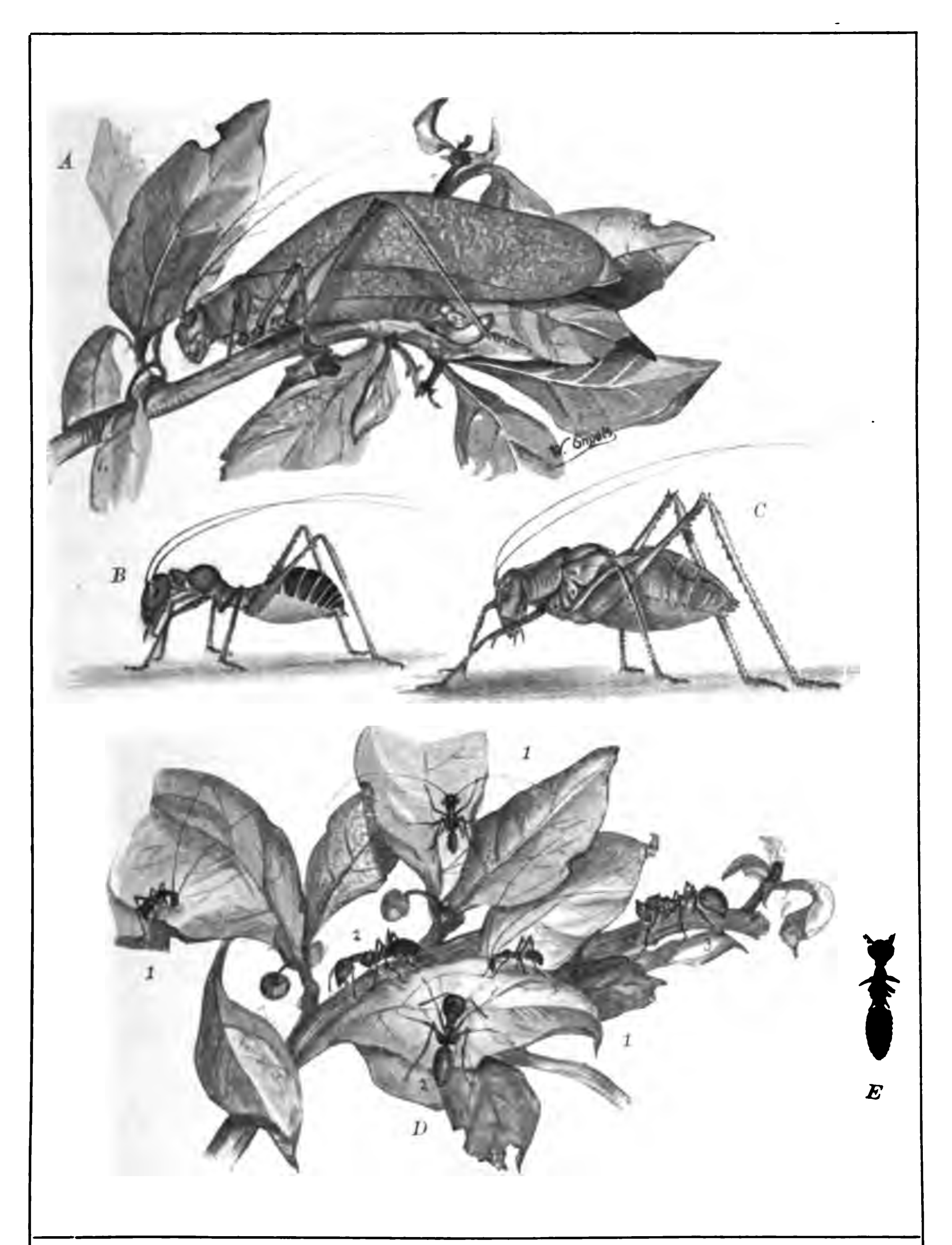


Abb. 360. Heuschrecken **Eurycorypha varia Br.** in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien und Mimikrykleidern.

A Erwachsenes blattähnliches Tier ♀ etwas vergr.; *B* Larve im Ameisenstadium (**Myrmecophana**); *C* etwas ältere, grün sich verfärbende Larve; *B* und *C* etwa 3 mal vergr.; *D* Ameisen und jüngste ameisenähnlichste Larvenstadien der Heuschrecke (*1*), *2* **Camponotus rufoglaucus** und *3* **Myrmicaria eumenoides** Ameisen, vergr. ca. 2 mal; *E* Eurycoryphalarve des jüngsten Stadiums mit den hellen Taillenflecken.

Alles Orig. nach der Natur. Nach dem von Prof. Vosseler gesammelten Material des Berliner Museums.

spiel, welches wir jetzt noch anführen wollen, wird besonders geeignet sein, um sie zu illustrieren:

Vosseler hat bei Amani in Deutsch-Ostafrika eine Heuschreckenart beobachtet, deren Larve man schon längst kannte, und der man in der Annahme, sie sei eine erwachsene ungeflügelte Heuschreckenart, den Gattungsnamen Myrmecophana gegeben hatte. Sie sieht nämlich einer schwarzen Ameise ganz außerordentlich ähnlich, gehört also in jene Gruppe der Mimikryformen, die wir Seite 399 behandelt haben. Merkwürdige dreieckige helle Flecken an ihren Seiten täuschen sogar die eingeschnürte Ameisentaille vor (Abb. 360 E). Wie die dort erörterten Spinnen und anderen Tiere zeigt nun jene Heuschreckenlarve in ihrem Benehmen die auffallendste Übereinstimmung mit den von ihr nachgeahmten Ameisenarbeitern. Sie läuft zwischen ihnen im grellen Sonnenschein auf der Oberfläche der Blätter herum, ist ein unruhiges, bewegliches Wesen und weicht durch ihr ganzes Benehmen von den übrigen Heuschrecken sehr stark ab (Abb 360 B u. D). Die erwachsene Heuschrecke, deren richtiger wissenschaftlicher Name Eurycorypha varia Br ist, ist nun durch eine ganz andere Form der schützenden Ähnlichkeit ausgezeichnet. Hat sie während ihrer Metamorphose ihre Flügel bekommen, so stellt sich heraus, daß dieselben in Farbe, Aderung und Umriß einem grünen Blatte sehr ähnlich sind. Sie ist also eine Blattheuschrecke (vgl. Abb. 345—347 u. 360 A), und wie jene, so wird auch sie den Schutz durch ihre Ähnlichkeit nur dann erfahren, wenn sie regungslos wie ein Pflanzenteil an dem Gewächs, auf welchem sie lebt, angeklammert sitzt. Tatsächlich gibt das Tier, während die Flügel heranwachsen (Abb. 360 C), immer mehr jene unruhigen, ameisenähnlichen Bewegungen auf, es sitzt am geeigneten Orte regungslos zwischen den Blättern der Pflanze und stellt sich bei Gefahr tot. Dieser genau beobachtete Fall ist ein außerordentlich klares Beispiel für den engen Zusammenhang, den die instinktiven Gewohnheiten des geschützten Tieres mit seinem äußeren Aussehen haben müssen, wenn aus jener Ähnlichkeit überhaupt ein Nutzen erwachsen soll.

Die festgestellten Tatsachen des Schutzbedürfnisses der durch Ähnlichkeit geschützten Tiere, ihre Dezimierung durch gutsehende Verfolger und ihre oft auffallende Verschiedenheit in Farbe und Form von ihren nächsten Verwandten haben es natürlich nahegelegt, sie als wichtige Beweismittel für die Deszendenztheorie und speziell für die Auslesetheorie zu verwenden. Wir werden erst am Schlusse dieses Bandes auf diese Auslegungen zurückzukommen haben. Hier an dieser Stelle sei nur darauf verwiesen, daß sie tatsächlich zu den wichtigsten Belegen der Darwinschen Auslesetheorie gerechnet werden müssen.

3. Die Autotomie oder Selbstverstümmelung der Tiere.

Bei vielen Tieren können wir einen eigentümlichen Vorgang beobachten, welcher in der freiwilligen Ablösung eines Körperteils besteht. Es sind verschiedene Ursachen für diesen Autotomie genannten Vorgang verantwortlich gemacht worden, und wir können tatsächlich feststellen, daß ganz verschiedenartige biologische Vorgänge ihm vorausgehen und ihn auch wohl verursachen mögen. Bei einer Reihe von Tieren werden Teile des Körpers abgestoßen, wenn ihr Träger sich in ungünstigen Lebensverhältnissen befindet. So sieht man die Köpfchen von Polypen abfallen, die Körper von Holothurien und Nemertinen in Stücke zerfallen, die Tentakelkränze von Röhrenwürmern sich loslösen, wenn Nahrungsmangel, ungünstige Respirationsverhältnisse oder sonst eine Notlage physiologischer Art das Tier bedrängt. Viele Tiere stoßen Gewebepartien in der Nähe mechanischer Verletzungen ab, wodurch die Heilung entstandener Wunden begünstigt und beschleunigt wird. So können schon Protozoen Teile ihres Protoplasmaleibes ohne Schaden abreißen, wenn sie zwischen

irgendwelchen Gegenständen sich verfangen oder verklemmt haben oder an ihnen kleben geblieben sind. In den Kapiteln über Fortpflanzungserscheinungen im ersten Bande dieses Werkes werden zahlreiche Fälle erörtert, in denen Teile von Tierkörpern zur Vermittlung von Befruchtungs- oder Vermehrungsvorgängen abgelöst werden. Ich erinnere nur an die mit der Knospung in Zusammenhang stehenden Erscheinungen, an die Ablösung Geschlechtsorgane tragender Teile bei den Anneliden und an die Abtrennung des die Spermatophoren übertragenden Hectocotylus bei den Tintenfischen. Auch sind Fälle beschrieben worden, in welchen Tiere von Parasiten befallene Teile ihres Körpers abschnürten, um so der Infektion Herr zu werden. Das ist z. B. von Seesternen angegeben worden.

Von besonderer biologischer Wichtigkeit sind nun diejenigen Beispiele von Selbstverstümmelung, welche uns veranlassen, die Erscheinungen in diesem Kapitel zu besprechen, und welche als Schutzanpassung gedeutet werden müssen. Auch die vorhin erwähnten Fälle sind wohl zum Teil im Zusammenhang mit ursprünglich zum Zwecke des Schutzes ausgebildeter Autotomie entstanden oder doch in einem engen Zusammenhang mit solcher zu verstehen. Autotomie finden wir in den meisten Gruppen des Tierreichs. Sie scheint allerdings in ihrer typischen Form von dem Vorhandensein eines Nervensystems abhängig zu sein; auch setzt sie eine bedeutende Regenerationsfähigkeit voraus, denn die abgestoßenen Teile wachsen in der Regel vollkommen wieder nach.

Unter den Nesseltieren finden wir sie bei einer Reihe von Aktinien. So sind in der Familie der Boloceroiden nach Carlgren die Tentakel an der Basis mit einem besonderen Ringmuskel versehen, dessen energische Kontraktion die ganzen Tentakel abtrennt. Sehr verbreitet ist Autotomie bei den Würmern. Strudelwürmer, Nemertinen und Anneliden vermögen ihren Körper bei unsanfter Berührung oder sonstiger heftiger Reizung in Stücke zu zerschnüren. Die ersteren stoßen leicht ihren Schlundkopf ab, der dann wie ein selbständiges Tier herumkriecht. Jeder Zoologe, der am Meer gearbeitet hat, weiß, wie schwer es ist, eine Nemertine gut zu konservieren. Vor allen Dingen werfen sie schon bei geringer Reizung sehr leicht ihren Rüssel ab, und die verschiedenen Arten von Lineus und Cerebratulus zerfallen im Aquarium schon bei geringer Verschlechterung des Wassers in lauter kleine Fragmente, nachdem vorher an den Durchbrechungsstellen ringförmige Einschnürungen sich gezeigt hatten. Während unter den Anneliden die Röhrenwürmer besonders leicht ihr Vorderende verlieren, sehen wir, daß die freilebenden Formen ähnlich wie die Regenwürmer leicht und häufig die hinteren Regionen des Körpers abschnüren. Bei den freilebenden Anneliden haben wir ja auch Abtrennung des hinteren Körperteils bei vielen Formen als eine normale, regelmäßige Erscheinung zur Verbreitung der Geschlechtsprodukte kennen gelernt. Bei Regenwürmern tritt sie bei allen möglichen Reizen mechanischer und chemischer Art auf. Hescheler hat experimentell bei verschiedenen Arten von Regenwürmern durch Reizung mit Chloroform, Chloralhydrat, elektrische Ströme, Druck und Verwundungen die Abschnürung von Teilen des Wurmleibes herbeigeführt. Stets ist es Kontraktion der Ringmuskulatur des Körpers, welche eine tiefe Einschnürung und ein Durchreißen bis auf den Darm zur Folge hat. Dieser verbindet die Teilstücke, bis er durch den Zug derselben oder durch Anstreifen an irgendeinen Gegenstand durchbricht. Die Wunde schließt sich sehr schnell unter geringem Blutverlust, und unter günstigen Umständen beginnen die Teilstücke sehr bald die fehlenden Organe und Körperteile zu ergänzen. Bei den Versuchen gehen sie allerdings meist bald wieder zugrunde. Auch die süßwasserbewohnenden, kleinen Oligochaeten aus der Gruppe der Limikolen neigen sehr zur Selbstamputation. Wir können das leicht an dem Schlammwurm Lumbriculus, vgl. S. 239, feststellen.

Ganz besonders bemerkenswert sind die Selbstverstümmelungsvorgänge bei den Stachelhäutern. Es ist ganz erstaunlich, welche großen und wichtigen Teile und Organe des Körpers diese Tiere abwerfen können, ohne dauernden Schaden und ohne Verlust der Fähigkeit, sie wieder nachwachsen zu lassen. Während bei den Seeigeln, wie wir oben S. 361 gesehen haben, nur die Pedicellarien an einer für diesen Zweck vorgebildeten Stelle, meist des Stiels, abgeschnürt werden, sehen wir Seesterne und auch Schlangensterne zu sehr merkwürdigen Autotomieerscheinungen befähigt. Die Seesterne, deren Arme alle wichtigen Organe des Körpers in radialen Teilen enthalten, vermögen aus einem Arm wieder ein ganzes Tier hervorgehen zu lassen. Manche Arten brechen sehr leicht auseinander, wenn man sie an einem Arm in die Höhe hebt. Auch die Brandung reißt nicht selten Seesterne in Stücke, welche einen oder mehrere Arme und einen Teil der Mundscheibe umfassen. Besondere Muskelkontraktionen befördern bei solchen Arten die Durchtrennung, ja, es hat sich gezeigt, daß es bei Asterias-Arten und vor allem bei Luidia oft genügt, daß die Brandung sie an das Ufer wirft und damit der Luft aussetzt, um das Durchbrechen herbeizuführen. Experimentell kann man nach Preyer durch elektrische, mechanische und chemische Reize den gleichen Vorgang auslösen. Indem an dem losgetrennten Arm die übrigen Arme sich neu zu bilden beginnen, nimmt der regenerierende Seestern die eigentümliche Gestalt an, welche man als Kometenform bezeichnet. Bei manchen Seesternen, z. B. den Luidia-Arten des Roten Meeres, welche offenbar oft durch die Brandung ans Ufer geworfen oder von Feinden angepackt werden, findet man in der freien Natur alle Zwischenstadien von der Kometenform bis zum fertig regenerierten Seestern mit fünf gleichlangen Armen. Die Schlangensterne können nicht nur einzelne Stücke der Arme, sondern auch ganze Stücke der Dorsaldecke des Körpers abstoßen und wiederersetzen. In dieser Beziehung werden die genannten Echinodermen noch ganz bedeutend von den Krinoideen übertroffen. Alle Hartteile des Körpers, die Radien, der Panzer des Kelches, können autotomiert werden.

Ganz seltsam sind die Vorgänge, unter denen die Autotomie bei den Seewalzen, den Holothurien, vor sich geht. Einige Formen aus der Familie der Synaptiden können ihren schlauchförmigen Körper durch Einschnürung der Ringmuskulatur in eine Anzahl von Stücken zerschnüren. Sie sind eben die einzigen Seewalzen, bei denen die Ringmuskulatur ohne Unterbrechung um den ganzen Körper verläuft. Die übrigen Holothurien zeigen vielfach eine höchst merkwürdige Form der Selbstverstümmelung. Sehr viele von ihnen besitzen ein als Verteidigungsmittel gedeutetes Organ in den sogenannten Cuvierschen Schläuchen. Es sind dies Ausstülpungen der Kloakenwand, welche sehr klebrig sind und, wenn sie ausgeschleudert werden, an allen möglichen Gegenständen haften bleiben können. Dabei reißen sie oft an ihrer Basis ab. Noch viel seltsamer aber ist die Fähigkeit dieser Tiere bei Reizung unter kräftiger Kontraktion der ganzen Körpermuskulatur einen großen Teil der Eingeweide auszustoßen. Der Darm reißt an der Kloakenwand ab und ebenso kurz hinter dem Schlunde. Sodann schlüpft er mit dem rechten Kiemenbaum durch die Kloakenöffnung hinaus. Gewöhnlich wird der linke Kiemenbaum, der vordere Teil des Darmes mit dem Schlund, dem Kalk- und Wassergefäßring sowie das Geschlechtsorgan nicht mit herausgestoßen. Vielfach sieht man am intakten Darm die Stelle, an der die Abschnürung erfolgt, durch einen besonderen Gewebebau ausgezeichnet. Die herausgestoßenen Organe führen noch längere Zeit eigenartige Bewegungen aus, ehe sie absterben. Der Körper vermag die fehlenden Organe wieder zu regenerieren, und zwar geht das vielfach in ziemlich kurzer Zeit vor sich; nach Semper wird bei Holothuria scabra der Darm in neun Tagen wieder erzeugt, nach Noll braucht die Wiederherstellung eines Tieres, das die Eingeweide ziemlich voll-

kommen entleert hatte, bis zu 70 Tagen.

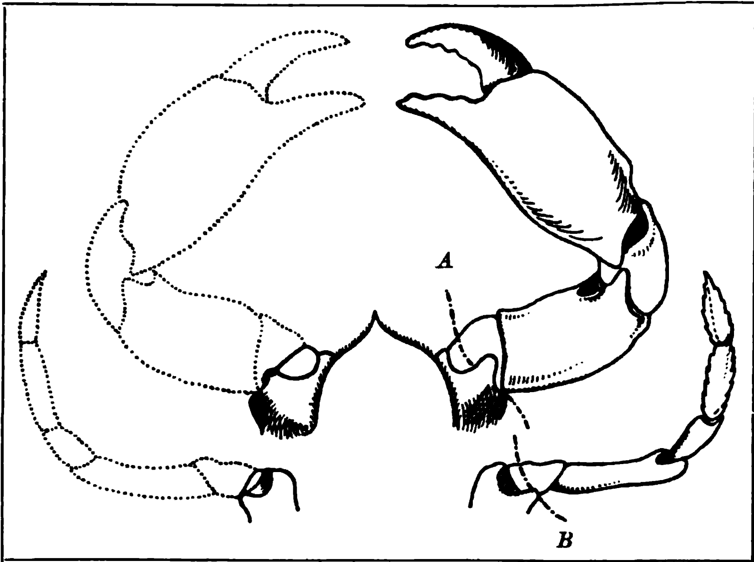


Abb. 361. Die beiden vordersten Brustbeine der Krabbe Carcinus maenas. Rechts die ganzen Beine, bei *A* und *B* punktiert die Bruchnaht angedeutet. Links punktiert der Teil der Beine, der abgeworfen wird, ausgezogen der Teil, der am Körper der Krabbe bleibt. Verkl. 1/2. Nach Frédéric.

Unter den Weichtieren sind es hauptsächlich jene Schnecken mit Rückenpapillen, welche die Fähigkeit besitzen, dieselben bei Reizung abzuwerfen: die Äolidier, von denen wir schon früher erörtert haben, daß Leberblindsäcke in diese Papillen hineinreichen (Seite 126), ferner die eigentümliche Schnecke Tethys sind am Meer, besonders am Mittelmeer, leicht zu beobachtende Beispiele dieser Eigentümlichkeit. Es ist sehr schwer, eine Tethys zu fangen und zu konservieren, ohne daß sie ihre Anhänge abwirft, wobei man kaum eine Wunde wahrnehmen kann. Da die Anhänge sich nach der Loslösung oft noch ziemlich lange selbständig zu bewegen vermögen, so hat man sie vielfach für besondere Tiere erklärt und als solche beschrieben. Eine Anzahl von Muscheln und Schnecken werfen bei Reizung einen Teil ihres Fußes ab.

Ganz besonders merkwürdig sind die Selbstverstümmelungsvorgänge bei den Gliederfüßlern. Unter den Krebsen besitzen vor allen Dingen die Dekapoden die Fähigkeit zur Selbstamputation der Beine. Wird ein Flußkrebs oder ein Hummer an einem Bein festgehalten, so führt er mit demselben heftige Bewegungen aus. Werden dieselben behindert, so bricht das Bein an einer ganz bestimmten Stelle durch. Diese präformierte Stelle befindet sich am Ischiopodit kurz vor dessen Gelenkverbindung mit dem Basopodit. An den dem Bruch vorausgehenden Bewegungen sind hauptsächlich der Streckmuskel des Ischiopodits und der Beugemuskel des Basopodits beteiligt. Die Blutung ist meistens keine sehr intensive. An dem Scherenfuß ist der Durchbruch noch weiter dadurch erleichtert, daß die Muskeln in jenem Teil des Beines nicht zur Fortbewegung dienen, da Baso- und Ischiopodit fest miteinander verbunden sind. Hier ist die Blutung noch weiterhin dadurch verhindert, daß eine Membran die Wunde abschließt

Noch vollkommener sind die vorgebildeten Bedingungen für die Selbstamputation bei den Krabben (Abb. 361). Bei ihnen ist Baso- und Ischiopodit des Thorakalfußes dauernd verschmolzen. An einer feinen Rille auf der Oberfläche dieses einheitlichen Gliedes erkennt man aber die Stelle, an welcher das Bein abgebrochen wird. Die Rille ist dadurch hervorgerufen, daß an jener Stelle der Chitinpanzer nicht verkalkt ist. Zwei Membranen durchsetzen ihr entsprechend das Innere des Beines: eine festere in dem am Körper bleibenden Stummel, eine zartere in dem abgeworfenen Teil. Nur für Nerven, Arterie und Venen sind in den Membranen Durchbohrungen vorhanden. Beiderseits um die Trennungsnaht verläuft je eine leistenartige Verdickung des Panzers. Dazu kommt noch ein besonderer Muskel,

der zwischen dem Streckmuskel des nächsten Gliedes und der durch die Naht laufenden Trennungsebene verläuft. Dieser Muskel kontrahiert sich auf Reiz, und indem er den distal gelegenen Teil des Beinskeletts zusammenzieht, verursacht er das Durchbrechen in der unverkalkten Naht. Er ist also ein regelrechter Brechmuskel. Es ist bekannt, daß die Krebse sehr schnell im Verlauf einiger Häutungen die Beine zu regenerieren vermögen, und man sieht sehr häufig Exemplare, bei denen Extremitäten in der Regeneration begriffen oder z. B. die Scheren in ungewohnter Weise ungleich groß sind.

Auch unter den Spinnentieren und Insekten ist Autotomie weit verbreitet. Jeder von uns hat sie sicher schon bei Spinnen und besonders bei den langbeinigen Weberknechten beobachtet. Unter den Insekten kommt sie bei Schmetterlingen, Fliegen und Bienen relativ selten vor. Bei den Gradflüglern ist sie jedoch in einer ähnlichen Vollkommenheit wie bei den Krabben ausgebildet. Allerdings die vorgebildeten Einrichtungen sind bei den Gradflüglern etwas unvollkommener. Es fehlen der Brechmuskel und die distale Verschlußmembran. Vielfach bedarf das Tier zum Vollzug der Selbstamputation eines Fixationspunktes und besonderer Zerrbewegungen des Beines. Es ist sehr merkwürdig, daß gewaltsames Abbrechen bei Krebsen und Insekten viel schwerer herbeizuführen ist als Autotomie. Belastet man das Bein einer toten Gespensterheuschrecke (Phasmide), deren ganzer Körper 3 g wiegt, so reißt es erst, wenn 187 g an ihm ziehen, und zwar nicht in der Bruchnaht, sondern zwischen Hüfte und Thorax.

Am bekanntesten sind die Fähigkeiten zur Selbstamputation bei einigen Wirbeltieren, und zwar sind es unter ihnen nur Eidechsen, welche über sie verfügen. Bekanntlich bricht bei den verschiedensten Eidechsenarten und bei den Blindschleichen der Schwanz sehr leicht ab, und zwar in einer ganz bestimmten Region. Stets liegt die Bruchstelle in der Ebene, welche durch die Mitte eines Schwanzwirbels gekennzeichnet wird. In Skelett, Bindegewebe, Muskulatur und Haut ist jeweils hier eine Durchbruchstelle präformiert. Es ist bekannt, daß die Regeneration des Schwanzes bei den Reptilien in unvollkommener Form erfolgt, indem statt der Wirbelsäule nur ein Knorpelstrang das Innere des Regenerats durchzieht.

Die Selbstverstümmelung ist in vielen Fällen als ein Reflex nachgewiesen worden. Krabben und Heuschrecken werfen ihre Extremitäten auch dann noch auf den entsprechenden Reiz hin ab, wenn ihnen vorher der Kopf abgeschnitten worden ist. Meist geht die Abtrennung sehr plötzlich vor sich, und nur in solchen Fällen können wir die Autotomie als Schutzanpassung gegen Angreifer betrachten. Faßt z. B. ein Tintenfisch eine Krabbe an einem Fuß an, so wirft dieselbe den Fuß ab und entflieht, nachdem sie einen Teil ihres Körpers sozusagen als Opfer dargebracht hat. Daß das Abwerfen des Schwanzes den Eidechsen die Flucht ermöglicht, hat wohl jeder von uns schon beobachtet. Die weite Verbreitung der Autotomie und die verschiedene Vollkommenheit, mit der sie erfolgt, läßt darauf schließen, daß ihre Ausnützung als Schutzanpassung sekundär ist. Bei der Ausbildung der Selbstverstümmelung als Schutzanpassung gegen Feinde ist offenbar eine Eigenschaft der lebenden Organismen ausgenützt worden, welche es ihnen möglich macht, den Körperteil oder das Glied, das sie ärgert, oder mit anderen Worten, welches die Existenz des ganzen Organismus gefährden könnte, wegzuwerfen.

4. Die Reinlichkeit der Tiere.

Wir haben in früheren Kapiteln geschildert, wie manche Tiere in einer von Schmutzpartikeln, Schlamm, Sandkörnern, Mikroben und schädlichen Zersetzungsprodukten erfüllten Umgebung zu leben vermögen. Untersuchen wir solche Tiere an ihrem natürlichen Standort,

so finden wir sie oft vollkommen rein und sauber. Ihre Körper sind die einzigen unbefleckten Stellen in einer stark verschmutzten Umgebung. Diese Tatsache weist auf Zusammenhänge hin, die für das Leben der Tiere von großer Wichtigkeit sind, und welche in der Regel nicht genügend beachtet werden. Die Reinlichkeit ist bei den Tieren eine der wichtigsten Schutzanpassungen, welche sie vor Schädlichkeiten bewahrt, welche mindestens so gefährlich sind wie die grimmigsten tierischen Feinde. So kann es uns denn nicht verwundern, wenn wir in der Tierreihe eine steigende Vervollkommnung der zur Reinigung des Körpers dienenden Anpassungen vorfinden: während wir bei den niederen Formen allgemeine Eigenschaften der Gewebe die für die Reinigung der Körperoberfläche notwendigen Funktionen erfüllen sehen, ist bei den höheren Tieren eine große Mannigfaltigkeit von speziell für die Reinigung, für das Putzen der Körperoberfläche dienenden Organen bzw. Apparaten zu finden.

Bei den niederen Tieren ist es die Tätigkeit des Protoplasmas selbst, welche die Reinigung der Zelloberflächen besorgt. Sezernierter Schleim ballt sich mit den Fremdkörpern zu Klumpen zusammen, welche mit denselben bei den Bewegungen des Tieres zurückgelassen werden. Vor allem aber ist es die Tätigkeit der Cilien an flimmernden Oberflächen, welche Fremdkörper beständig durch die Strudeltätigkeit beseitigt. Wir können dies bei Infusorien, bei Coelenteraten, bei den Strudelwürmern und vielen anderen Würmern, besonders den sessilen Formen derselben konstatieren. Auch bei den Stachelhäutern spielt Flimmerepithel bei der Beseitigung von Verunreinigungen der Körperoberfläche eine gewisse Rolle. Bei Seeigeln und Seesternen treten aber besondere Organe in den Dienst der Reinlichkeit, Organe, die wir schon wiederholt erwähnt haben und deren vielfältige Funktion auch die Putz- oder Reinigungstätigkeit umfaßt. Es sind dies die sogenannten Pedicellarien, jene kleinen, dreiarmigen Zangen, welche auf kleinen Stielchen oder auch direkt an der Körperoberfläche sitzen, zwischen den Stacheln die ganzen Körper vieler Echinodermen bedeckend. Wir haben sie in ihrer Tätigkeit als Gift- und Fangzangen bereits kennen gelernt; es gibt nun bei manchen Formen einen besonderen Typus der Pedicellarien, welcher als der der Putzzangen bezeichnet wird, da er ausschließlich im Dienst der Reinlichkeit steht. Alle Fremdkörper, also z. B. auch die Reste eines getöteten Tieres, werden mit diesen kleinen Zangen erfaßt und von einer an die andere weitergegeben, bis sie über dem Boden losgelassen werden und herabfallen. Bei den kugelförmigen Seeigeln, bei denen am oberen Pole des Körpers der After mündet, werden z. B. auch die dort hervortretenden Kotballen von den Pedicellarien erfaßt und den Meridianen des Körpers entlang, wie die Eimer bei einer Feuersbrunst, von Zange zu Zange weitergegeben, um schließlich am Boden abgelagert zu werden. So kommt es, daß die stachelbedeckten Körper der Seeigel, auf denen doch jeder Schmutz sich so leicht fangen und aufspeichern müßte, stets rein und blank sind, allerdings mit jener einen Ausnahme, daß manche Seeigel sich mit Sandkörnern und Steinchen bedecken, um unter dem Schutz dieser Hülle auf Beute zu lauern.

Bei den Mollusken sind wiederum Schleimbildung und Flimmerepithel die wichtigsten Mittel zur Reinhaltung der Tiere, deren Schalen, soweit sie nicht durch Bewegung immer wieder gereinigt werden, oft stark mit Schmutz bedeckt sind. In dem ersten Bande dieses Werkes ist die Tätigkeit der Flimmerbahnen bei Muscheln genauer geschildert worden; dort wurde speziell gezeigt, wie aus dem Detritus die brauchbare Nahrung abgesondert und dem Munde zugeführt wird. Hier müssen wir noch hervorheben, daß die unbrauchbaren Bestandteile, die der Wasserstrom mit sich führt, und aller Schmutz an besonderen Stellen seitlich vom Mund mit Schleim zusammengebacken und weiter ausgestoßen werden. Und so

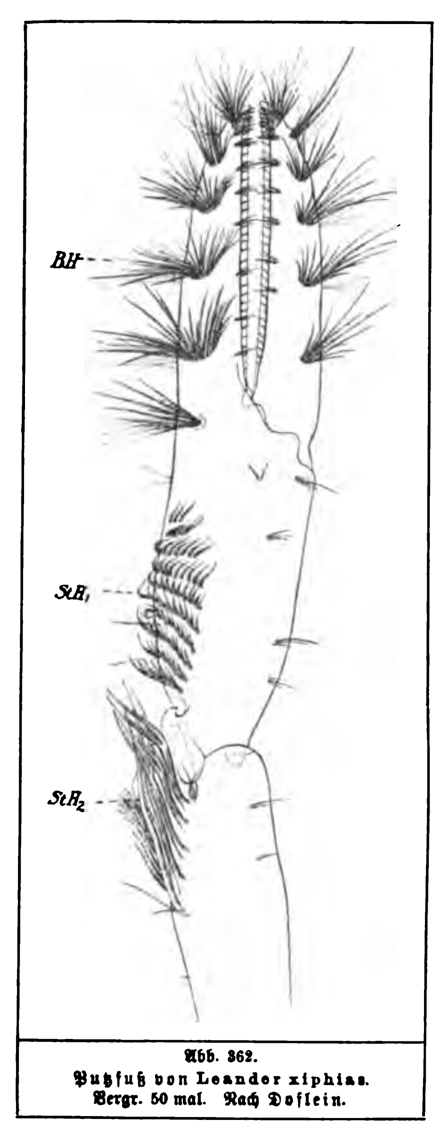


Abb. 362.
Putzfuß von Leander xiphias.
Vergr. 50 mal. Nach Doflein.

kommt es, daß manche Muscheln, z. B. Austern, stark verunreinigtes Wasser in relativ kurzer Zeit zu klären vermögen.

Sehr kompliziert sind entsprechend der hohen Organisation dieser Tiere die Putzeinrichtungen bei den Arthropoden. Schon bei den Crustaceen treten sie uns in mannigfacher Ausbildung entgegen. Vielfach ist es bei ihnen strudelnde Tätigkeit mit feinen, gefiederten Haaren besetzter Extremitäten, welche die Körperoberflächen und vor allen Dingen die empfindlichen aus dem Körper hervorragenden Organe rein erhält. Zum Teil recht komplizierte Putzapparate dieser Art sind für die Kiemen ausgebildet, doch müssen wir bei diesen Einrichtungen im Auge behalten, daß sie neben der Reinigung noch eine weitere Funktion zu erfüllen haben, z. B. die Zuführung von frischem Atemwasser. Bei vielen Formen finden wir aber einzelne Organe ganz speziell für die Putzfunktion ausgebildet. Besonders bei höheren Krebsen ist oft ein Fußpaar für diesen Zweck modifiziert. Ich habe selbst Beobachtungen über eine Garneele (Leander xiphias) veröffentlicht, bei welcher das zweite feine und zarte Scherenpaar zu einer Putzschere umgebildet erscheint. Abb. 362 zeigt uns eine solche Putzschere, welche mit starren Borsten wie eine Bürste bedeckt ist. Sie sitzt am Ende einer Gliedmaße, welche durch eine Menge von gelenkig miteinander verbundenen Gliedern außerordentlich biegsam gemacht wird. Der Krebs kann mit dieser Putzschere die seltsamsten Bewegungen ausführen und kann mit ihr an alle Teile des Körpers gelangen. Davon macht er auch reichlich Gebrauch. Man sieht ihn oft in der in Abb. 363 dargestellten Stellung, während er sorgfältig mit den Putz-

Abb. 363. Leander xiphias in Putzstellung.
Nat. Größe. Nach Doflein.

scheren die ganze Oberfläche seines Körpers, besonders die Augen, die Antennen, die übrigen Gliedmaßen abreibt. Ja, er fährt sich mit dem Instrument tief in die Kiemenhöhle hinein, legt die Kiemenblättchen in ihre normale Lage und befördert alle Verunreinigungen hinaus. An den Mundgliedmaßen sieht man ihn alle die feinen Gliederchen der Reihe nach sorgfältig putzen, wobei er die borstige Schere wie eine Zahnbürste verwendet. All dies kann man genau verfolgen, da das Tier sehr durchsichtig ist. Bei anderen Crustaceen sind es vielfach andere der Brustbeine, welche zu Putzinstrumenten umgebildet werden. Sie sind oft außerordentlich lang und erinnern in ihrem gelenkigen Bau an die biegsame Achse des Bohrers bei einem Zahnarzt. Je nach dem Bau des Tieres können sie aber auch kürzer sein, wie bei den Galatheiden, bei denen das letzte Brustbeinpaar den Reinigungszwecken dient.



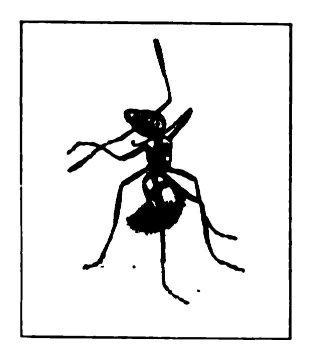


Abb. 364. Ameisen bei der Toilette. Orig. nach dem Leben.

Jeder von uns hat schon Insekten bei ihrer Putztätigkeit beobachtet. Mit der größten Sorgfalt sieht man sie vor allem mit den Vorderfüßen ihren Körper putzen und reinigen, und vor allem die Augenoberfläche und die Antennen dabei berücksichtigen. Jeden Tag können wir z. B. unsere Stubenfliege bei dieser Tätigkeit beobachten. In allen Ordnungen der Insekten kehrt aber dieselbe Erscheinung wieder. Käfer, Ameisen, Bienen, Schmetterlinge, sie alle putzen sich, wenn sie, sicher vor drohender Gefahr, sich niedergesetzt haben. Auch bei den Insekten finden wir oft Gliedmaßen als Reinigungswerkzeuge umgebildet. So ist bei vielen Schmetterlingen, z. B. unseren einheimischen Vanessen, wie dem großen und kleinen Fuchs, Admiral, Trauermantel usw. das vorderste Beinpaar als Bewegungswerkzeug und sogar als Stütze des Körpers unbrauchbar. Es ist mit einem dichten Pelz von Borsten besetzt, so daß es einen regelrechten Pinsel darstellt, mit welchem das Tier seine zarte Oberfläche reinigt. Bei den Hymenopteren, besonders bei den pelzbedeckten Blumenbienen, deren Biologie uns ja früher schon (Seite 111 u. f.) eingehend beschäftigt hat, sehen wir oft komplizierte Apparate zur Reinigung der Oberfläche ausgebildet. Von ihnen haben wir zum Teil damals schon gesprochen, da sie ja zugleich zur Aufsammlung des Pollens aus dem Pelze dienen. Eine unserer Abbildungen zeigt uns auch ein besonders hoch entwickeltes Putzorgan, welches scheinbar speziell der Körperreinigung dient. Es befindet sich, wie häufig diese Organe bei den Bienen, am ersten Fußglied und besteht aus einem halbkreisförmigen Ausschnitt, der mit feinen Borsten besetzt ist. Dieser Halbkreis kann durch einen dornförmigen Fortsatz am unteren Ende der Schiene geschlossen werden. Da der Dorn mit einem Saum von feinen Haaren besetzt ist, so dient er, wie Graber sich ausdrückte, geradezu als Wischlappen, wenn die Fühler oder Gliedmaßen durch das Putzwerkzeug hindurchgezogen werden. Einen solchen Kammapparat besitzen auch Ameisen sowie manche Wespen, wie wir denn Insekten, welche in der Erde wühlen und arbeiten, ihren Körper mit besonderer Sorgfalt von anhaftenden Sand- und Erdteilchen usw. reinigen sehen. Nach Jacobsen werden bei den Larven unserer Leuchtkäfer (Lampyris noctiluca und Phosphaenus hemipterus) die hauptsächlich als Haftorgane dienenden pinselförmigen Ausstülpungen am letzten Abdominalsegment auch dazu verwendet den ganzen Körper abzuwischen. Andere Insekten verwenden zum Putzen vielfach ihre Mundwerkzeuge. Auch die Spinnen haben ausgebildete Putzgewohnheiten, und es ist sehr interessant, alle diese Tiere

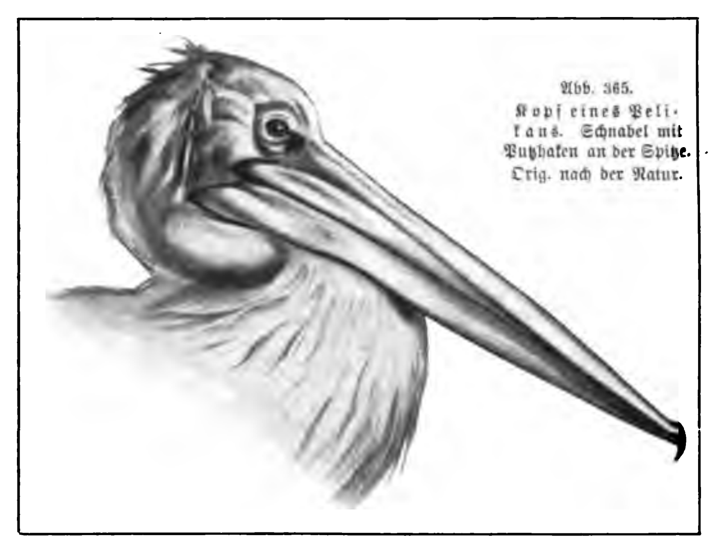


Abb. 365. Kopf eines Pelikans. Schnabel mit Putzhaken an der Spitze. Orig. nach der Natur.

bei der Ausübung der Körperreinigung zu beobachten. Man kann sich bei all diesen Arthropoden sehr gut vorstellen, wie wichtig es für sie ist, ihre Körperoberfläche, vor allem die Gelenke, Mundgliedmaßen, Sinnesorgane, insbesondere die Antennen von anhaftendem Schmutz, aber auch von Pilzsporen und Bakterien zu befreien.

Auch bei den Wirbeltieren spielt die Reinlichkeit eine große Rolle im Leben, und auch bei ihnen finden wir vielfach besondere Einrichtungen für diesen Zweck. Es ist leicht zu beobachten, wie ein Vogel sich sein Gefieder reinigt, indem er mit den Krallen seiner Füße eine Feder nach der andern vornimmt, sie glättet und von anhaftenden Schmutzteilchen befreit. Er kratzt sich die Haut ab, läßt jede der großen Schwungfedern einzeln durch den Schnabel durchspazieren und erzielt auf diese Weise eine recht vollkommene Reinigung. Ein Durchschnittsvogelschnabel, vor allen Dingen wenn er etwas gekrümmt ist, ist von vornherein ein geeignetes Werkzeug zur Hautreinigung und zur Säuberung und Glättung der Federn. Für besondere Verrichtungen angepaßte Schnäbel, wie diejenigen der Pelikane, des Schuhschnabels u. a., besitzen nun in einer kleinen, umgebogenen Schnabelspitze ein spezielles Putzwerkzeug (Abb. 365). Bei manchen Vögeln, so bei Auerhahn und Kranichen sind nach Boas die Krallen der Mittelzehen zu Putzkrallen ausgebildet, indem sie am Rand mit einer kammartigen Zähnelung versehen sind.

Bei den Säugetieren sind ebenfalls Gliedmaßen und Mundwerkzeuge die Hilfsmittel zur Reinigung des Körpers. Jeder Hund und jede Katze zeigen uns, in welcher Weise sie zur Anwendung gelangen. Mit den Pfoten wird das ganze Fell durchkratzt, wobei es sich vielfach um einen reflektorischen Akt handelt, welcher durch Jucken der Haut ausgelöst wird. Dieses Jucken wird nicht nur durch Ungeziefer, sondern auch durch Schmutzpartikel, Schmutzkrusten, Hautschuppen u. dgl. erzeugt. Manche Säugetiere, deren Füße spezielle Umbildungen erfahren haben, wie z. B. die **Känguruhs**, deren Füße zu harten, relativ plumpen Sprungorganen ausgebildet sind, besitzen besondere Putzkrallen. Die zweite und dritte Zehe sind zu diesem Zweck umgebildet und sitzen als feines, minutiöses Werkzeug neben den plumpen Klauen der Springzehen (Abb. 366). Putzeinrichtungen an den Füßen haben auch Nager, z. B. das Viscacha.

Aber auch das Gebiß spielt bei der Reinigung des Felles der Säugetiere eine wichtige Rolle. Besonders diejenigen Stellen des Rückens, welche von den Füßen nicht erreicht werden können, auch andere Teile des Körpers werden mit der wie ein Kamm wirkenden Zahnreihe bearbeitet. Viele Säugetiere kauen geradezu ihr Fell durch. Dabei dient ihnen als weiteres, sehr wichtiges Putzorgan ihre Zunge, deren große Beweglichkeit und Feuchtigkeit sie zu diesem Zwecke außerordentlich geeignet erscheinen läßt. Die Zunge der Katze, welche die stark entwickelten Papillae filiformes sehr rauh machen, dient geradezu als Striegel. Daß ein Vogel oder ein Säugetier in Gefieder oder Pelz so geordnet und sauber

aussieht, das ist auf eine fortgesetzte sorgfältige Pflege, die das Tier sich selbst angedeihen läßt, zurückzuführen. Tiere, welche struppig und ungepflegt erscheinen, pflegen krank zu sein. Sie können entweder der durch die Krankheit erzeugten Verunreinigung der Haut nicht mehr Herr werden, oder sie sind zu sehr geschwächt, um sich genügend zu pflegen. Zahnlosigkeit im Alter hat bei Säugetieren, speziell aus der Familie der Hunde, oft eine ähnliche Wirkung.

Bei den landbewohnenden Wirbeltieren spielt das Baden als Reinigungsmittel eine große Rolle. Die Vögel, das weiß ja jeder Liebhaber von Zimmervögeln, brauchen Badewasser. Im Freien kann man, besonders in den ersten Morgenstunden, die Vögel der verschiedensten Arten sich an den Bächen, Teichen und Tümpeln zum Zweck des Badens versammeln sehen. Ebenso bei uns wie in den Tropen, entfaltet sich dann am Ufer des Wassers ein fröhliches Leben. Die Vögel tauchen ihren Körper tief ins Wasser ein, so daß es bis an die Haut vordringt, wozu sie durch Sträuben der Federn mithelfen. Die verschiedenen Vogelarten verhalten sich beim Baden übrigens recht verschieden; manche Arten besprühen sich nur oberflächlich mit einem Tropfenregen, andere baden viel intensiver. Wenn sie das Wasser verlassen haben, so schütteln sie sich kräftig, begeben sich womöglich an einen sonnigen Platz, wo sie dann die gesträubten Federn der Reihe nach durchputzen und trocknen lassen. Beim Baden scheuen die Vögel eine ziemlich tiefe Temperatur des Wassers nicht. Man kann sie bei uns im Winter in Löchern des Eises offenbar mit dem größten Genuß ihr Bad nehmen sehen. Im Winter nehmen Vögel, so Krähen, Singvögel eventuell auch im trocknen Pulverschnee ein Bad, indem sie sich mit ihm vollkommen einpudern. Auch von vielen Säugetieren ist es bekannt, daß sie ein großes Bedürfnis zum Baden haben. Vor allen Dingen Huftiere sieht man oft in Herden Fluß- und Seeufer aufsuchen, um sich in das erfrischende Wasser zu stürzen. Jeder Reisende erzählt von den Antilopen- und Zebraherden, welche die Tränke nicht nur zum Wassertrinken aufsuchen, sondern in ihren Fluten auch sich baden. Ich erinnere nur an die interessanten Photographien, welche Schillings von sich badenden Nashörnern veröffentlicht hat (Abb. 367), und an die vielen Darstellungen von Elefanten, die sich im Wasser wälzen und ihren Körper mit Wasser duschen, welches sie mit dem Rüssel aufgesaugt haben. Bei diesen Tieren ist das Wasserbad auch zur Abkühlung des Körpers ein natürliches Bedürfnis.



Abb. 366. Fuß eines Riesenkänguruhs (Macropus rufus). Mit zur Putzkralle umgebildeter 2. und 3. Zehe. Orig. nach der Natur.

Es ist sehr bemerkenswert, daß es gerade Huftiere sind, die ein so ausgesprochenes Badebedürfnis haben, also Tiere, welche mit ihren Beinen und Klauen, auch mit Maul und Zunge, nicht die ganze Oberfläche ihres Körpers bearbeiten können. Wir werden gleich sehen, daß gewisse der mit der Reinlichkeit verfolgten Zwecke bei ihnen auf anderm Wege erreicht werden. Übrigens lieben auch andere Säugetiere ein Bad sehr, man denke nur an unsere Hunde.

Eine ähnliche Bedeutung wie das Wasserbad haben die Staub- und Sandbäder, welche wir Vögel und manchmal auch Säugetiere, besonders Kamele, Lamas, Huanacos, nehmen sehen. Hirsche und Sauen suhlen sich im Schlamme, und letztere

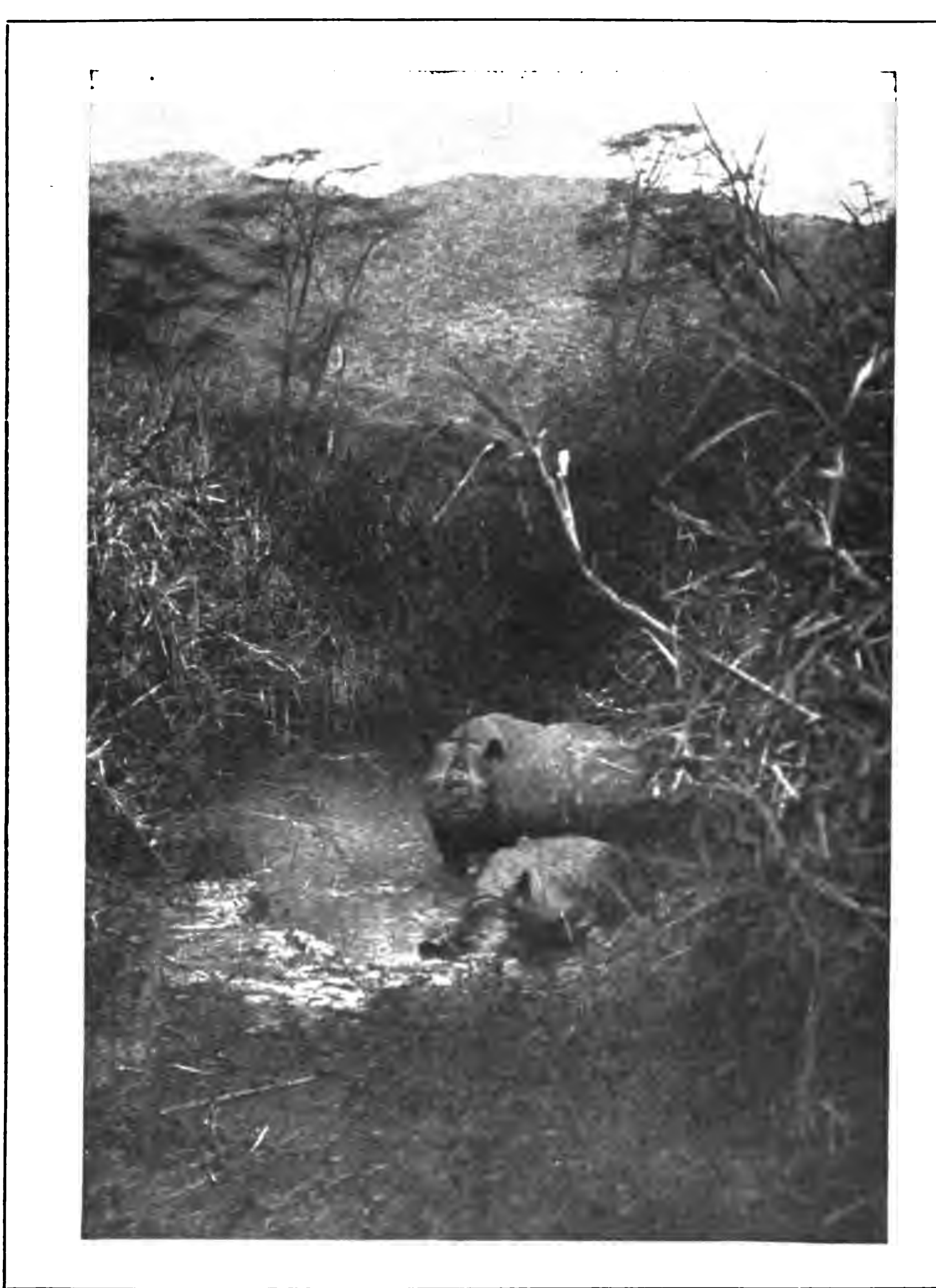


Abb. 367. Badende Nashörner in Ostafrika. Naturaufnahme von C. G. Schillings.
(Aus C. G. Schillings, Mit Blitzlicht und Büchse. R. Voigtländers Verlag Leipzig.)

reiben sich dann den angetrockneten Morast an Bäumen ab. Wie oft kann man bei uns Hühner, Sperlinge, Buchfinken aber auch alle möglichen anderen Vögel beobachten, welche mit gesträubtem Gefieder in einer Grube sitzen, die sie in Sand oder Staub eingewühlt haben. Sie haben sich das ganze Gefieder intensiv eingepudert und erreichen damit eine ziemlich ausgiebige Reinigung desselben. Vor allen Dingen ist solche Einpude=

rung dann wirksam, wenn die Haut durch irgendeine bakterielle oder parasitäre Infektion entzündet ist.

Die Reinlichkeit der Tiere ist überhaupt ebensosehr ein Kampf gegen Parasiten und Ungeziefer als ein Kampf mit dem Schmutz. Die Beseitigung des Schmutzes bedeutet für die Tiere eine Bekämpfung des Ungeziefers, dessen Existenzbedingungen durch Anhäufung von Schmutz ja verbessert werden. Und so sehen wir denn die Hunde und Katzen, wenn sie ihren Pelz durchputzen, Flöhe und Läuse fangen und verschlucken. Bei den Affen ist das Durchsuchen des eigenen Pelzes nach Ungeziefer oder das gegenseitige „Lausen", bei welchem die Hände mit ihrem opponierbaren Daumen ein äußerst geeignetes Werkzeug darstellen, eine der charakteristischsten Tätigkeiten. Auch die Vögel fangen vielfach aus ihrem Gefieder mit ihrem Schnabel Ungeziefer heraus.

Daß Ungeziefer bei der Reinigungstätigkeit verschluckt wird, scheint aber besonders bei den Säugetieren vorzukommen. Bei manchen derselben scheint es sogar eine regelmäßige Gewohnheit zu sein. Wir haben ja früher in dem Kapitel über Parasitismus schon davon gesprochen, daß manche Parasiten der Säugetiere einen auf demselben lebenden Arthropoden als Zwischenwirt benützen. So muß der Hundefloh, welcher die Finne des Hundebandwurms (Taenia cucumerina) beherbergt, von dem Hund verschluckt werden, damit der Bandwurm in ihm heranwachsen kann. Milben, die von Ratten, auf denen sie sitzen, verschluckt werden, sind die Zwischenwirte des Hämosporids Haepatozoon. Auch haben wir S. 284 schon erfahren, daß jene Fliegen, deren Larven im Innern von Huftieren parasitieren, ihre Eier in den Haaren ihrer Wirte ablegen, welche sie auf den Juckreiz hin mit dem Munde aufnehmen und verschlucken.

Die vielen Blutsauger und ähnlichen Peiniger, welche vor allem hinter den Huftieren her sind, werden von diesen durch eine Anzahl recht interessanter Einrichtungen bekämpft. Sie setzen sich vielfach auf Stellen der Haut nieder, welche von Mund und Füßen nicht erreicht werden können. Der Kampf gegen sie wird nun in einer recht eigenartigen Weise durchgeführt, indem sie durch bestimmte Bewegungen ihres Opfers verjagt werden. Die Pferde mit ihrem relativ kurzen Schwanz sind mit einer großen Beweglichkeit der Haut, der Ohren und der Nüstern ausgestattet. Besondere Muskeln gestatten ihnen, bestimmte Partien der Haut in zitternde Bewegung zu versetzen, die Ohren lebhaft zu bewegen usw. Dadurch werden die sehr scheuen blutsaugenden Fliegen immer wieder verjagt Die Esel und die Mehrzahl der Wiederkäuer besitzen sehr lange Schwänze mit einer buschigen Endquaste. Vielfach können dieselben bei ihrer Anwendung als Fliegenwedel fast die ganze Oberfläche des Körpers bestreichen. Auch Säugetiere aus anderen Gruppen sehen wir durch Schüttelbewegungen oder mit Hilfe des Schwanzes, der Extremitäten, des Maules oder der Zunge das fliegende Ungeziefer vertreiben.

Von besonderer Wichtigkeit ist bei vielen Tieren die Reinhaltung ihrer Wohnungen, besonders solange in denselben sich entwickelnde Junge enthalten sind. Bei Nesthockern unter den Vögeln finden wir vielfach, z. B. bei vielen Singvögeln, den Instinkt bei den jungen Vögeln entwickelt, das hintere Körperende über den Nestrand zu strecken und den Kot aus dem Nest hinauszuspritzen. Bei manchen Arten, z. B. Schwalben und Fliegenschnäppern, tragen die Alten, solange die Jungen noch klein sind, den Kot im Schnabel davon. Nur wenige Formen, wie Wiedehopfe und Eisvögel, sind in dieser Beziehung nachlässig; der Gestank ihrer Nester ist sprichwörtlich. Auch die sozialen Insekten verwenden eine große Sorgfalt auf die Säuberung ihrer Behausungen. Wir werden später davon hören, wie sorgfältig die Bienen und Ameisen ihre Bauten ausputzen, ja daß bei Ameisen

und Termiten besondere Individuen ausgebildet sind, welche vorwiegend den Reinigungs- und Sanitätsdienst im Nest durchzuführen haben. Selbst niedrig stehende Insekten, so minierende Larven von Motten (vgl. S. 43) und die geselligen Raupen von Aporia crataegi, schaffen ihre Exkremente beiseite, so daß ihr Aufenthaltsort sauber bleibt.

5. Allgemeine Schutzanpassungen.

Wir haben in den vorausgehenden Abschnitten eine große Anzahl von Schutzanpassungen kennen gelernt, welche die Tiere gegen ihre speziellen Verfolger schützen. Wir wollen dies Kapitel nicht abschließen, ohne darauf hingewiesen zu haben, daß das Schutzbedürfnis eine allgemeine Eigenschaft der lebenden Organismen ist. Von vornherein, seitdem es Organismen auf der Erde gibt, mußte es neben der Fähigkeit der Ernährung, des Wachstums und der Fortpflanzung eine ihrer Grundeigenschaften sein, daß sie sich gegen schädigende Einwirkungen der verschiedensten Art zu schützen vermochten. Wir haben in dem ersten Band dieses Werkes sehr viele Beispiele von zweckmäßigen Einrichtungen zum Schutz des Körpers vor Schädigungen durch äußere Faktoren kennen gelernt. An dieser Stelle soll noch einmal kurz darauf hingewiesen werden, daß wir in der Organisation vieler Tiere Einrichtungen finden, die dazu bestimmt scheinen, deren Körper gegen Insulte zu schützen, welche die Tiere in ihrem normalen Lebensraum regelmäßig bedrohen. Wir wollen nur durch einige Beispiele diese Zusammenhänge andeuten, die so vielseitige sind, daß man ein ganzes Buch allein über sie schreiben könnte. Die Öffnungen, welche in das Innere der Tierkörper führen, leiten meist zu weichem und verletzlichem Gewebe hin. Wir finden nun eine Menge von Einrichtungen, die dazu bestimmt sind, das Eindringen ungeeigneter Substanzen an solche Orte zu verhüten. Gitter und Reusen, Deckel und Klappen dienen diesen Zwecken. Die Kelche, als welche die Körper mancher Schwämme sich darstellen, sind vielfach durch Gitter abgeschlossen, so daß keine größeren Gegenstände in den inneren Hohlraum gelangen können. Die gleichen Gehäuse und Röhren, die wir oben als Schutzmittel der Tiere gegen ihre Feinde kennen lernten, schützen sie auch vor allen möglichen mechanischen und sonstigen Verletzungen. Vor allem die Atemöffnungen der Tiere sehen wir vielfach gegen das Eindringen schädlicher Partikelchen gesichert. Die Kiemenöffnungen von Schnecken und Muscheln liegen verborgen, und der Wasserstrom wird ihnen durch Gewebe zugeleitet, deren wimpernde Oberfläche oder deren Schleimsekretion schädliche Bestandteile abfangen, ehe das Wasser an die zarten Atemorgane gelangt. Ganze Pinsel- und Bürstenbildungen sind bei den Krebsen an den Öffnungen der Kiemenhöhlungen angebracht. Sie sind besonders mächtig ausgebildet bei Formen, die im Sand und Schlamm wühlen. Die Reusenapparate, welche die Verschmutzung der Fischkiemen verhüten, haben wir früher S. 212 schon beschrieben. Analoge Schutzmittel finden wir bei den luftatmenden Tieren. Die Stigmeneingänge der Insekten sind von Reihen gefiederter Haare umgeben. Bei den luftatmenden Wirbeltieren macht der zu den Lungen führende Luftgang mancherlei Umwege, in deren Verlauf die Schleimhautwand störende Substanzen abfangen kann. Besondere Reizbarkeit und besondere Muskelanordnung führen dazu, daß durch Niesen und Husten die Ausstoßung schädlicher Substanzen befördert wird. Auch der Eingang in den Darm ist vielfach in ähnlicher Weise gesichert. Die am Anfang des Darmes befindlichen Partien der Mundhöhle, die Zunge, oft auch der Kropf, sind an der Aussortierung der geeigneten und ungeeigneten Teile der Nahrung beteiligt. Vielfach geht auch ein Teil der Sortierung erst im Magen vor sich, und bei den Vögeln z. B. werden viele ungenießbare Bestandteile der Nahrung, so bei

Raubvögeln Federn, Haare und Schädel ihrer Opfer, bei Kernfressern die Kerne der Früchte, ausgespien, ohne in den Darm gelangt zu sein. Es ist bekannt, daß die Brennhaare der Raupen im Kropfe des Kuckucks zurückgehalten werden, und bei gewissen fischfressenden Vögeln finden wir einen Apparat ausgebildet, der wie eine Reuse das Eindringen der Gräten in den zartwandigen Darm verhütet so bei Plotus anhinga im Muskelmagen, bei P. levaillanti und Cathartes aura am Pylorus. Im Magen vieler Krebse findet sich eine aus Haaren und Borsten zusammengesetzte Filtervorrichtung, durch welche die Hartteile in der Nahrung dem widerstandsfähigen Enddarm direkt zugeleitet werden, während nur den weichen und flüssigen Bestandteilen der Eintritt in die zarte Mitteldarmdrüse oder Leber gestattet wird.

Daß bei vielen Fischfressern, so z. B. den Fischottern, durch die spezielle Beschaffenheit und reflektorische Tätigkeit der glatten Darmmuskulatur die in den Darm eingetretenen Fischgräten in einer für das Tier nicht schädlichen Weise durch den ganzen Darm hindurch jongliert werden, gehört ebenfalls in dies Kapitel. Ähnlich ist ja in jedem Darm besonders der höheren Tiere die glatte Muskulatur imstande, bis zu einem gewissen Grade spitze oder sonstwie schädigende Gegenstände ohne Schaden wieder herauszubefördern.

Auch die Mündung des Darms, der After, und ebenso die Ausführöffnungen der Exkretions- und Geschlechtsorgane pflegen am Körper eine verborgene Lage zu haben. Die Organe selbst sind vielfach zurückziehbar und in besondere Taschen eingelagert, um sie vor mechanischen Verletzungen zu bewahren. Trotzdem sind sie manchmal Verletzungen und anderen Schädigungen ausgesetzt, wie z. B. die Tatsache beweist, daß nicht selten Fliegen ihre Larven im Enddarm, in die Vagina, an Harnöffnung und After, an die Augenränder und in die Nasen von Tieren ablegen. Die Sinnesorgane pflegen ganz besonders gut gesichert zu sein durch Deckel und Verschlüsse, in der Nähe angebrachte schützende Haarkleider, staubauffangende klebrige Schleimhäute, die zarten Oberflächen abwaschende flüssige Drüsensekrete (z. B. die Tränenflüssigkeit) u. dgl. Auch sind an den Sinnesorganen sehr vielfach Reflexbewegungen zu konstatieren, welche durch plötzliche Verlagerung oder Bedeckung die zarten Organe einer schädlichen Berührung entziehen.

Wie man ohne weiteres sieht, zeigen die meisten der hier erwähnten Anpassungen enge Beziehungen zu den im vorigen Abschnitt erörterten Einrichtungen für die Reinlichkeit der Tierkörper. Bis zu einem gewissen Grade kann man dies auch sagen von gewissen Fähigkeiten der Tiere, die allgemein verbreitet sind und welche den Zweck haben, in den Körper geratene unnütze oder schädliche Gegenstände aus demselben wieder herauszubefördern.

Schon bei den einzelligen Urtieren werden solche ungeeigneten Gegenstände, wenn sie bei der Nahrungsaufnahme in den Körper gelangt sind, in der gleichen Weise wie die unverdauten Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Zelleib wieder herausgeschafft. Bei niederen vielzelligen Tieren hat sich der Modus der Nahrungsaufnahme in die Zellen des Darmes erhalten und ist z. B. bei Nesseltieren und Plattwürmern der wichtigste Teil des Verdauungsvorganges. Von solchen Zellen werden nun auch Stoffe und eventuell lebende Organismen aufgenommen, die dem Körper schädlich werden könnten. Schädliche Bakterien werden, als seien sie im Körper eines Protozoon aufgenommen, in den Darmzellen abgetötet und verdaut. Bei höheren Tierformen sehen wir spezielle Zellen des Körpers diese Aufgabe der Verteidigung übernehmen. So sind schon bei Würmern und Mollusken die Blutzellen, welche sich wie Amöben fortbewegen, auch imstande, wie Amöben Fremdkörper und Bakterien zu fressen und unschädlich zu machen. Man bezeichnet daher diese Zellen als Freßzellen oder **Phagozyten**. Sie sind zum Teil bewegliche Zellen, die mit dem Blutstrom in allen Teilen des Körpers zirkulieren, zum Teil fixe Zellen, d. h. solche, die in Ge-

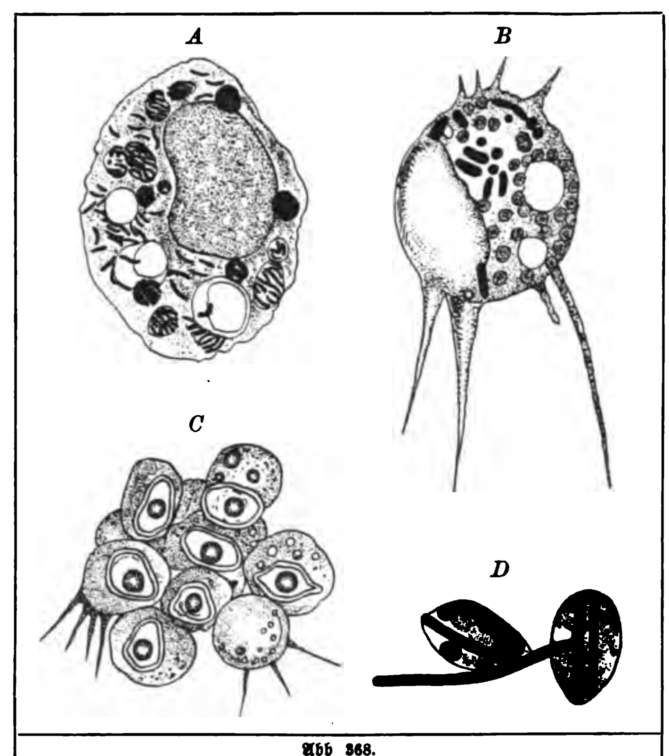


Abb 368.
Phagozyten verschiedener Tiere bei der Freßtätigkeit.
A Leukozyt eines Meerschweinchens, der Choleravibrionen; *B* ebensolcher der Bacterium coli gefressen hat; *C* Phagozyten des Engerlings, die rote Blutkörperchen der Gans verschluckt haben; *D* Rattenleukozyten, Bakterienfäden aufnehmend. Alle stark vergr. Nach Metschnikoff.

weben fest eingeschlossen sind und nur durch Ausstrecken von Pseudopodien jene schädlichen Gegenstände einzufangen vermögen. Schon bei Würmern und Mollusken sind vielfach derartige Zellen zu besonderen Organen, den phagozytären Organen, vereinigt. Sie liegen gewöhnlich an Stellen, welche ein großer Teil des im Körper zirkulierenden Flüssigkeitsstromes zu passieren hat, so daß derselbe, wenn er an ihnen vorbeistreicht, von größeren fremden Bestandteilen sozusagen filtriert wird. Bei den Wirbeltieren sind es hauptsächlich die weißen Blutzellen, die Zellen der Milz, die sogenannten Sternzellen der Leber und einige andere Zellarten, welche als Phagozyten funktionieren. Ihre Tätigkeit und Bedeutung ist vor allen Dingen von Metschnikoff und seiner Schule studiert worden. Wenn man einem Tier Karminkörner oder Tuschepulver in das Blut injiziert, verschwinden diese Beimischungen nach kurzer Zeit aus dem Blutstrom. Mikroskopische Untersuchung belehrt uns darüber, daß die Phagozyten das feine Pulver aufgefangen und in ihrem Zelleib abgelagert haben. Sind statt solcher toter Bestandteile schädliche Bakterien in den Körper gebracht worden, so werden sie von den Phagozyten wie von Amöben gefressen, in Nahrungsvakuolen abgetötet und verdaut.

Indem nun die amöboiden Blutzellen den Körper nach allen Richtungen durchwandern, wirken sie wie eine Sanitätspolizei, die allen Schmutz und alle Schädlinge wegfängt und aus dem Wege räumt. Die in den Organen fixierten Phagozyten sind gleichsam die Hauptwachen und Wachtposten, welche die Aufgaben jener patrouillierenden Schutzleute unterstützen. Zwischen Schädlingen, die in den Tierkörper eingedrungen sind, und der Armee von Phagozyten spielt sich ein regelrechter Kampf ab, in welchem häufig die Phagozyten den Sieg davontragen. Es kann aber auch der Fall eintreten, daß sie der Schädigungen nicht Herr werden, was dann Krankheit und Tod des befallenen Organismus zur Folge haben kann.

Die Tätigkeit jener Phagozyten wird nun noch sehr wesentlich dadurch befördert, daß sie selbst wie auch wohl alle Zellen des Körpers die Fähigkeit haben, Stoffe abzusondern, die gegen eingedrungene fremde Organismen abtötend und verdauend, gegen Gifte als Gegengift, gegen alle schädlichen Stoffe als Schutzkörper wirken. Wir haben diese Fähigkeit der lebenden Organismen bereits am Ende des Kapitels über den Parasitismus erörtert

(S. 321 ff.) und brauchen daher hier nur kurz auf sie hinzuweisen. Daß sie unter den Schutzanpassungen der Tierkörper zu den allerwichtigsten gehört, bedarf keiner ausführlichen Begründung. Ihr schließt sich direkt die Fähigkeit zur Wundheilung und zur Regeneration an, die bereits im ersten Band dieses Werkes behandelt worden ist. Mit dieser ist wohl noch eine schließlich zu erwähnende Schutzmaßregel der Organismen in enge Beziehung zu setzen, welche dann in die Erscheinung tritt, wenn die sonstigen Schutzkräfte des Körpers nicht imstande sind, eingedrungene Fremdkörper oder Parasiten zu überwältigen und wieder zu entfernen. Dann werden sie durch Zellagen eingeschlossen und umhüllt und in dieser Weise in einer für den Körper möglichst unschädlichen Weise abgekapselt. Es kann dies ebenso bei toten Gegenständen erfolgen, wie wir es in dem Kapitel über den Parasitismus bei der Besprechung der Einschließung von Bandwurmlarven, jungen Trichinen und allerhand anderen Parasiten in bindegewebige Kapseln kennen gelernt haben.

4. Kapitel.

C. Geschlechtsleben der Tiere.

1. Die Geschlechter und ihre Vereinigung.

In den letzten Abschnitten haben wir immer wieder Tiere als Feinde von Tieren zu erwähnen gehabt, ja auf den ganzen vorangegangenen Seiten dieses Buches war nur einmal in dem Kapitel über Symbiose die Rede von Beziehungen zwischen verschiedenen Tierindividuen, die man als friedfertige bezeichnen konnte. Die nächsten Abschnitte sollen uns nun die Tiere hauptsächlich in ihren freundschaftlichen Beziehungen untereinander zeigen, und zwar wollen wir uns zunächst zur Erörterung des Verhältnisses zwischen Angehörigen der gleichen Art wenden. Zu den engsten Beziehungen, in welche verschiedene Tierindividuen zueinander gelangen können, gehören diejenigen, welche die Repräsentanten der beiden Geschlechter miteinander verknüpfen. Es sind vor allem diejenigen, welche die Erhaltung der Art in der Fortpflanzung ermöglichen, und die wir mit einem zusammenfassenden Wort als das Liebesleben der Tiere bezeichnen können.

Inwiefern sich die beiden Geschlechter durch körperliche Eigenschaften voneinander unterscheiden, das ist im ersten Bande dieses Werkes auf S. 472 ff. ausführlich erörtert worden. Hier bleibt uns nur noch darzustellen, wieso die dort behandelten körperlichen Anpassungen für das Zustandekommen der Begattung von Bedeutung sind, und welche eigenartigen Gewohnheiten das Liebesleben der Tiere mit sich bringt. Im ersten Band wurde geschildert, daß die für die Entstehung eines neuen Individuums normalerweise notwendigen Geschlechtszellen in der Regel auf verschiedene Repräsentanten der gleichen Art, auf die Männchen und Weibchen, verteilt sind. Damit nun die Befruchtung zustande kommt, müssen die Männchen und Weibchen im Zustand der Geschlechtsreife so nahe zusammenkommen, daß die Samenzellen die Eizellen auffinden und in sie eindringen können. Bei einer größeren Anzahl von niederen Tieren, besonders bei solchen, bei denen die Lebensverhältnisse die Befruchtung sehr erschweren können, ist die Schwierigkeit dadurch überwunden, daß die Tiere Zwitter (Hermaphroditen) sind. Bei vielen Parasiten, sessilen oder träg beweglichen Tieren usw. finden sich männliche und weibliche Geschlechtsorgane in einem Körper verbunden. Ich erinnere nur an die parasitischen Würmer aus den Ordnungen der Trematoden und Cestoden, an die Schmarotzerkrebse, an Regenwürmer und Schnecken.

In vielen Fällen ist eine Selbstbefruchtung eines Individuums möglich. So kann also bei solchen Tieren die Erhaltung der Art durch ein einziges Individuum gesichert werden. Im ersten Band ist S. 502 bei Gelegenheit der zusammenfassenden Darstellung der Zwittrigkeit hervorgehoben, daß Zwitter im allgemeinen sich wechselseitig befruchten, so daß auch bei ihnen zwei Individuen zum Zwecke der Befruchtung zusammenkommen müssen. Aber auch darin ist die Zwittrigkeit von Vorteil, da sozusagen bei jeder Begegnung von zwei Individuen zwei Männchen und zwei Weibchen zur Vereinigung kommen.

Bei der Mehrzahl der Tiere, und zwar um so ausgesprochener, je höher die Tiere stehen, die wir in den Kreis unserer Betrachtungen ziehen, müssen je ein Vertreter beider Geschlechter zum Zweck der Befruchtung miteinander örtlich vereinigt werden. Das wird durch Mittel erzielt, welche oft tief in die Lebensweise der betreffenden Tiere eingreifen und auch ihren Bau sehr beeinflussen können. Ein Mittel, welches nicht allzu oft zur Sicherung der Begattung bzw. der Befruchtung von der Natur angewendet wird, ist die dauernde Zwangsvereinigung beider Geschlechter. Schon bei den Protozoen — ich weise nur auf die Gregarinen hin — kommt es vor, daß Individuen in ganz jungen Stadien, in denen sie noch gar keine geschlechtliche Differenzierung erkennen lassen, sich aneinanderheften, um von da an für das ganze Leben miteinander vereinigt zu bleiben. Sie wachsen gemeinsam heran, bilden zu gleicher Zeit ihre Geschlechtszellen aus, deren Vereinigung durch besondere Einrichtungen, Wachstumsverhältnisse usw. gesichert ist. Solche dauernde Zwangsvereinigung finden wir auch mitunter bei vielzelligen Tieren, so speziell bei jenen Arten, bei denen sogenannte Zwergmännchen vorkommen. Von solchen haben wir früher schon wiederholt gehört. Sie kommen bei festsitzenden und parasitischen Tieren vor. Die minimal kleinen Zwergmännchen des eigentümlichen Wurms Bonellia viridis (vgl. Abb. 135 S. 190) sind nur 1—2 mm lang und leben parasitisch im Schlund und später in dem Endteil des Uterus des Weibchens (vgl. Bd. I Abb. 303 S. 474). Auch bei den parasitischen und sessilen Krebsen hatten wir wiederholt Gelegenheit (vgl. S. 310), auf das Vorkommen von Zwergmännchen hinzuweisen, die bei jenen meist an der Außenseite des Körpers des Weibchens angeheftet, ihr Leben bis zur Geschlechtsreife bzw. bis zum Begattungsmoment verbringen. Wir haben im Abschnitt über Parasitismus Fälle besprochen, in denen solche *dauernde Zwangsvereinigung* sogar bei Zwittern vorkommt. So bei dem eigenartigen Diplozoon paradoxum, dessen sich gegenseitig befruchtende Individuen zu je zweien schon in sehr jugendlichem Zustand wie siamesische Zwillinge miteinander verwachsen. Dort haben wir auch erwähnt, daß die örtliche Zwangsvereinigung bei den zwittrigen Saugwürmern sogar zu einer Rückbildung der Zwittrigkeit geführt hat. Die dauernde Zwangsvereinigung macht eben die sonst als letzten Ausweg mögliche Selbstbefruchtung vollkommen überflüssig. Und so sahen wir, daß bei Wedlia (vgl. S. 308 u. 309) die Tiere, von denen das eine dauernd in einer Tasche am Körper des andern sich befindet, zu einem Männchen und Weibchen geworden sind, bei denen zwar noch die zwittrigen Geschlechtsorgane angelegt werden, aber nur die je eines Geschlechts bei je einem der Individuen zur Entfaltung gelangen; und bei Schistosomum haematobium, dessen Weibchen in einer faltenartigen Rinne am Körper des Männchens eingeschlossen wird, ist die geschlechtliche Trennung eine vollkommene.

Ja auch bei höheren Tieren, so gewissen dekapoden Krebsen, kommt eine frühzeitige örtliche Vereinigung der Geschlechter vor. Wir haben schon früher von jenen Krebsen gesprochen, die in Schwämmen, Korallen, Muscheln usw. eingeschlossen, ihr Leben wie in einem Gefängnis verbringen (S. 278). Ich erinnere nur an die in Kieselschwämmen paarweise lebenden Arten von Spongicola und Eiconaxius. So findet man Alpheus-Arten in

Schwämmen paarweise eingeschlossen, z. B. nach Doederlein Alpheus frontalis auf den Liukiu-Inseln. Ortmann fand in Ostafrika in den Steckmuscheln Pontonia pinnae stets in Paaren, ebenso Fritz Müller in Brasilien Porcellana creplini in den Röhren von Chaetopterus. Bei vielen solchen Arten werden die ganz jungen Tiere eingeschlossen, später können sie vielfach gar nicht mehr in den von ihnen bewohnten Raum eindringen, so daß wir also annehmen müssen, daß Männchen und Weibchen in jugendlichem Zustand ihr künftiges Gefängnis gemeinsam freiwillig aufsuchen.

In der Regel ist bei den Tieren eine örtliche Trennung der beiden Geschlechter durchgeführt, welche nur zur Paarungszeit unterbrochen wird. Die meisten Tiere, besonders die niederen Formen, leben ja als Individuen ein vollkommen isoliertes Dasein. Sie kümmern sich nicht umeinander, gehen keine Gemeinschaft irgendwelcher Art miteinander ein und erkennen sich in vielen Fällen überhaupt nicht als zur gleichen Art gehörig. Bei niederen Tieren ist die Unterscheidungsfähigkeit für Individuen der gleichen Art so wenig ausgebildet, daß Kannibalismus eine weitverbreitete Erscheinung ist. Ich erinnere nur an die vielen Fischarten, welche mit Begierde ihre eigene Brut fressen, nicht nur die ihrer Artangehörigen, sondern auch ihre persönliche Nachkommenschaft; darüber finden sich genauere Angaben weiter unten im Kapitel über Brutpflege. Je höher wir im Tierreich aufsteigen, um so mehr nimmt diese Gleichgültigkeit der einzelnen Individuen der Art gegeneinander ab, um so mehr finden wir bei ihnen die Tendenz, in engere Gemeinschaft zu treten. Im Durchschnitt können wir aber sagen, daß die jungen Tiere der gleichen Art, wenn sie auch in den Anfangsstadien noch in Schwärmen vereinigt waren, sich beim Heranwachsen trennen und je nach ihren Lebensgewohnheiten über ein mehr oder minder großes Areal verbreiten. Dann sind bei ihnen besondere Methoden notwendig, damit sich die Männchen und Weibchen aufsuchen, finden und erkennen können. Inwiefern die körperlichen Grundlagen für diese Voraussetzungen gegeben sind, das ist im ersten Band geschildert worden.

Es zeigt sich dabei, daß in der Regel das männliche Geschlecht das aktive, das weibliche das passive ist. Die Männchen sind beweglicher, mit besseren Sinnesorganen, vielfach mit ganz speziellen Instinkten ausgestattet. Die Weibchen sind weniger beweglich und mit geringwertigeren Sinnesorganen ausgerüstet. Ich erinnere nur an die flügellosen Weibchen vieler Insekten, an die großäugigen und mit mächtigen Antennen versehenen Männchen der gleichen Gruppe. Die Eigenschaften der Männchen und Weibchen müssen miteinander korrespondieren, um zur beabsichtigten Wirkung zu führen. So ist z. B. bei Insektenarten wie Blatthornkäfern (Lamellikorniern) und Spinnern (Bombyciden), deren Männchen stark entwickelte Geruchsorgane auf den Antennen besitzen, ein ausgesprochener Geruch, der von den Weibchen ausgeht, nachgewiesen worden. Vielfach ist derselbe für unsere Sinnesorgane gar nicht wahrnehmbar, jedenfalls nicht auf größere Entfernungen. Daß er aber doch vorhanden ist und von den männlichen Schmetterlingen perzipiert wird, dies beweisen eine Anzahl sehr interessanter Beobachtungen. Während die blütenbesuchenden Schmetterlinge, besonders die Tagschmetterlinge, ihre Weibchen an den Blüten treffen, haben die Spinner, welche keine Nahrung aufnehmen (vgl. S. 191) besonders hoch entwickelte Geruchsorgane, um ihre Weibchen aufzufinden. Sie sind gewissermaßen Spezialisten für den Geruch ihrer Weibchen. Viele Bombyciden, welche typische Waldbewohner sind, fliegen mitten in große Städte hinein und versammeln sich vor Fenstern, hinter denen Weibchen gezüchtet werden. Bei einem frisch ausgeschlüpften Weibchen von Saturnia pavonia fanden sich nach Standfuß in $6\frac{1}{2}$ Stunden 127 Männchen der in der Gegend für selten geltenden Art ein. Fabre hat in ähnlicher Weise zahlreiche Männchen von Saturnia pyri in seine Wohnung gelockt. Trimen

sah, als er in einer Schachtel die Weibchen einer Schmetterlingsart transportierte, dieselbe von den zugehörigen Männchen umschwärmt. Auch Verreaux machte entsprechende Beobachtungen. Bruce sah einmal um ein Weibchen von Cossus robiniae 70 Männchen schwärmen. Ja, leere Schachteln, in denen früher Weibchen, z. B. von Lymantria dispar, gehalten worden waren, werden noch nach einem Jahr von Männchen aufgesucht. Ähnliches ist bei Raubwespen (Psammophila) beobachtet worden. Nach W. Pfeffer sammeln sich die Männchen der Schlupfwespe Rhyssa persuasoria (vgl. S. 287 u. Abb. 235) an Baumstämmen und Holzstößen an, wo in bälde ein Weibchen ausschlüpfen wird. Die Männchen der solitären Bienen tanzen an Frühlingstagen vor den noch verschlossenen Zellen, aus denen ein Weibchen hervorkriechen soll. Andere haben festgestellt, daß, als sie in einem verschlossenen Zimmer, dessen sämtliche Türen und Fenster nicht geöffnet wurden, jungfräuliche Weibchen von Lasiocampa quercus und Smerinthus populi hielten, die Männchen ihren Weg, der sie weit hergeführt haben mußte, in das Zimmer durch Schornstein und Kamin fanden. Nach Beobachtungen von Seitz u. a. werden Männchen von Schmetterlingsarten sogar durch den Geruch noch nicht ausgeschlüpfter weiblicher Puppen (z. B. von Zygaena filipendulae) angezogen. Auch gefangene und aufgespießte Weibchen haben noch denselben Effekt. Bei manchen Hepialidae stürmen die Männchen „geradezu kolonnenweise an, sobald das Weibchen, an einem Grashalm emporkriechend, sich dem Schutze der Rasendecke enthebt, und drängen sich sofort in dichten Scharen um den Falter, so daß ein regelrechter Kampf entsteht und sie sich gegenseitig an der Ausführung des Aktes hindern“ (Seitz). Wie heutzutage ein erfahrener Schmetterlingssammler den Duft der Weibchen ausnützt, um vor allem die Männchen seltener Arten zu erbeuten, so haben seit jeher die Jäger der Naturvölker den Geruch z. B. der Bibergeildrüsen benützt, um die betreffenden Tiere anzulocken und in Fallen zu fangen. In einer Falle z. B., welche mit dem Geschlechtsorgan eines Iltisweibchens „verwittert“ war, hat man nacheinander eine ganze Serie von Männchen gefangen. Und so sind alle Sinnesorgane daran beteiligt, wenn die Männchen und Weibchen einer Art sich auffinden und erkennen.

Wenn wir auch in solchen Fällen das männliche Geschlecht meist als das beweglichere, aktivere erkennen, so muß doch hervorgehoben werden, daß das weibliche sich nicht ganz passiv verhält. Das Weibchen lockt, wie wir sahen, durch besondere Produkte die Männchen heran. Das erinnert uns daran, daß schon die Eier vielfach durch besondere Substanzen die Spermatozoen anziehen. Wir werden später noch öfter hervorzuheben haben, daß die Weibchen in einzelnen Fällen sogar eine höhere Aktivität bei der Werbung entfalten als die Männchen (z. B. bei gewissen indischen Papilios und einigen Vögeln). Noch häufiger sind sie wenigstens bis zu einem gewissen Grad an den der Paarung vorangehenden Handlungen beteiligt, wie uns der Lockruf der weiblichen Singvögel beweist. Und schließlich gibt es Fälle, in denen beide Geschlechter sich mit gleicher Intensität gegenseitig anlocken. Ich erinnere nur an den Klopfkäfer, die sog. Totenuhr (Anobium pertinax L.), bei dem während der Paarungszeit Männchen wie Weibchen jenes eigentümliche Klopfgeräusch erzeugen, dem die Art den Namen verdankt. Bei beiden Geschlechtern der Leuchtkäfer sind Leuchtorgane entwickelt. Bei vielen zirpenden Insekten, bei Säugetieren (z. B. Rehen) sind Männchen und Weibchen Erzeuger von Tönen von sexueller Bedeutung.

Es muß aber, um die beiden Geschlechter zusammenzuführen, noch etwas Weiteres hinzukommen. Sind die Individuen einer Art über ein weites Gebiet verbreitet, so ist die Möglichkeit, daß sie sich gelegentlich mit Hilfe ihrer Sinnesorgane wahrnehmen, eine sehr geringe. Die Möglichkeit wird dadurch gesteigert, daß zu der Zeit, in welcher die Geschlechts-

produkte reifen oder sich der Reife nähern, der Tiere sich eine eigenartige Erregung bemächtigt. Diese Erregung bringt besondere Bewegungen, oft sogar komplizierte Gewohnheiten der Tiere mit sich, welche das gegenseitige Wahrnehmen begünstigen. Vielfach wandern die Tiere sogar zur Fortpflanzungszeit umher oder wandern nach bestimmten Richtungen, um sich an gewissen Lokalitäten zu großen Versammlungen zu vereinigen. Diese Wanderungen werden wir später in einem besonderen Kapitel besprechen, und ebenso wird die Periodizität in dem Auftreten der geschlechtlichen Erregung, der sogenannten Brunst, besonders zur Erörterung gelangen.

Bei den vielen niederen Tieren, bei denen Eier und Samen einfach ins Wasser entleert werden, wo sich dann die Befruchtung vollzieht, kennen wir keine besonderen Handlungen der Individuen, welche der Ausstoßung der Geschlechtsprodukte vorausgehen. Es scheint immerhin, daß die Nähe von Individuen des andern Geschlechts die Entleerung der Geschlechtsprodukte auslöst. Wir können daher annehmen, daß bei solchen Tieren, so bei Medusen und Polypen, bei Echinodermen, Schnurwürmern (Nemertinen) und wohl vielfach auch bei Anneliden, chemische Einwirkungen der beiden Geschlechter aufeinander vorkommen. Wo aber innere Begattung stattfindet, da sehen wir fast stets besondere Handlungen dem Begattungsakt vorausgehen. Dabei läßt fast immer das Weibchen eine ausgesprochene Passivität erkennen, welche wir als Sprödigkeit bezeichnen; das Männchen dagegen ist aggressiv; wir bezeichnen es als werbend. Durch besondere Handlungen vermag das Männchen die Sprödigkeit des Weibchens zu überwinden. Nicht immer ist aber das Männchen der werbende Teil; es ist es in der Regel, aber es gibt Ausnahmen. Wir haben schon vorher erfahren, daß die Weibchen oft mit Hilfe besonderer Mittel die Männchen anlocken. Ihre Tätigkeit für das Zustandekommen des Begattungsakts geht aber oft noch viel weiter. So geht die erste Aufforderung zum Begattungsakt bei gewissen Fischarten, so beim Chanchito (Cichlasoma nigrofasciatum [Gehe]) und bei Danio rerio vom Weibchen aus. Unter den Vögeln sind Turnix varius, Rhynchaea, die Tinamus, alles polyandrische Formen, dadurch ausgezeichnet, daß die Weibchen in ähnlichen Formen, wie wir das später von den Männchen der meisten Vogelarten kennen lernen werden, sich um die Männchen bemühen. Sie sichern sich so die Begattung durch mehrere Männchen. Bei allen Werbungshandlungen wird die Entscheidung durch besondere Erregungsmomente herbeigeführt, welche durch Sinneseindrücke geliefert werden. Bei manchen Tierarten sind an dem Zustandekommen der Erregung verschiedene Sinne gemeinsam beteiligt, bei den meisten Tieren übernimmt aber ein Sinn die führende Rolle.

Eine große Rolle spielt bei diesen Vorgängen der Tastsinn. Eine sehr interessante Schilderung des Werbungsspieles bei den zwittrigen Schnecken hat Meisenheimer gegeben, nachdem bereits früher seit den Zeiten von Swammerdam bis in unsere Tage viele Naturforscher einzelne Phasen dieses merkwürdigen Schauspiels beschrieben hatten. Unsere gewöhnliche Weinbergschnecke (Helix pomatia L.) hat ihre Begattungszeit in den Monaten Mai und Juni. Man erkennt reife Individuen in dieser Zeit leicht an ihrem Benehmen. Sie kriechen gleichsam suchend umher; wenn sie stehen bleiben, so sind sie halb zusammengekauert und haben den Vorderkörper etwas gehoben. Wenn zwei Tiere sich begegnen, so beginnen sie sofort mit dem Liebesspiel. Sie richten sich aneinander hoch empor, kehren die Fußsohlen einander zu und pressen sie fest eine auf die andere. Unablässig gleiten dann die Fußsohlen aufeinander hin und her, und die Mundpapillen betasten und belecken sich gegenseitig auf das lebhafteste. Durch die weitgeöffneten Atemöffnungen wird intensiv geatmet, die Fühler sind in lebhafter Bewegung (Abb. 369). Nach kurzer Zeit kauern sich die Tiere wieder zusammen, um sich nach



Abb. 369. Annäherung zweier begattungsreifer Weinbergschnecken. Einleitendes Liebesspiel. Nat. Größe. Photographie von Meisenheimer.

etwa $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde wieder aufzurichten. Ihr Körper wiegt sich wiederum hin und her, und die Mundpapillen führen die gleiche Bewegung aus wie früher. Bald beginnt das eine der Tiere sich ganz anders wie das andere zu verhalten. Sein Vorderkörper wird aufgebläht, und nachdem eine wässrige Flüssigkeit ausgeschleudert wurde, wird der Liebespfeil ausgestoßen (Abb. 370). Es ist dies ein pfeilförmiger verkalkter, harter und spitzer Körper, welcher genau auf den Partner abgeschossen wird. Er bohrt sich meist in die Ränder der Fußsohle oder in diese selbst ein, und da er eine nicht unbeträchtliche Länge hat und oft ganz eingebohrt wird, so sind die von ihm erzeugten Verletzungen nicht nur sehr schmerzhaft, sondern können direkt gefährlich werden. Meisenheimer beobachtete in einem Fall, daß der Liebespfeil in die seitliche Körperwand eindrang, das Dach der Lungenhöhle durchbohrte, den Boden derselben durchsetzte und so direkt in die Leibeshöhle geriet. In der Regel sind aber diese Verletzungen nicht lebensgefährlich; stets aber sieht man das getroffene Tier stark zusammenzucken und sich häufig in die Schale zurückziehen. Nach kurzer Zeit aber zeigt sich bei dem getroffenen Tier eine starke Erregung, die meist bald dazu führt, daß auch es seinen Liebespfeil abschießt. Selten stoßen bei Helix pomatia beide Tiere ihren Liebespfeil gleichzeitig aus, was bei anderen Schnecken, wie Helix nemoralis, nach Arndt jedoch die Regel sein dürfte

Nach dem Ausstoßen des Liebespfeils pausieren die ermatteten Tiere, um nach einiger Zeit um so intensiver mit den erregten Bewegungen zu beginnen. Dann tritt bald an der Stelle der Geschlechtsöffnung ein weißliches Feld hervor, auf welchem man die Geschlechtsporen erkennen kann (Abb. 370). Da die Tiere zum Zweck der gegenseitigen Begattung



Abb. 370. Weitere Phase im Liebesspiel der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Vorspiel der eigentlichen Begattung. (Koitusversuch.) Phase um die Ausstoßung des Liebespfeils. Nat. Größe. Photographie nach Meisenheimer.



Abb. 371. Liebesspiel der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Phase der Begattung. Nat. Größe. Photographie von Meisenheimer.

ihre rechten Kopfseiten aneinander legen müssen, welche Stellung nicht ganz leicht einzunehmen ist, so erfolgen in der Regel einige vergebliche Begattungsversuche, ohne daß es ihnen gelingt, die Penise gegenseitig in die Vaginen einzuführen (Abb. 370). Hochaufgerichtet und dicht aneinander geschmiegt verharren, wenn ihnen dies gelungen ist, die beiden Schnecken 4—7 Minuten (Abb. 371), worauf sie sich voneinander zu lösen beginnen. Haben sich die Partner voneinander getrennt, so sind sie oft noch längere Zeit durch die Endfäden der Spermatophoren miteinander verbunden; denn sie sitzen einander stundenlang apathisch und fast völlig bewegungslos gegenüber. Nur an dem vorderen, freien Fußabschnitt konstatiert man energische kopfwärts gerichtete Wellenbewegungen, in deren Folge die Spermatophoren vollends in das Rezeptakulum befördert werden. Wenn dies nach 2—4 Stunden vollzogen ist, richten sich die Schnecken auf und kriechen davon.

Charakteristisch ist die völlige Teilnahmlosigkeit der beiden Schnecken während des Begattungsaktes für alle Vorgänge in ihrer Umgebung; sie lassen sich durch Berührung, Wechsel der Belichtung, Veränderung der Stellung und Lage usw. nicht in ihrem Liebesspiel unterbrechen.

Bei diesen zwittrigen Tieren sahen wir bei den Vorbereitungen zum Begattungsakt beide Tiere in gleicher Weise durch den Tastsinn aufeinander einwirkend. Bei getrennt geschlechtlichen Tieren übt in der Regel das Männchen die Bewegungen aus, welche den Tastsinn des Weibchens beeinflussen. Von niederen Tieren wissen wir noch wenig über solche Vorgänge. Wir können aber mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß bei fliegenden Insekten die Bewegungen der sich gegenseitig umflatternden Tiere oder ihre gemeinsame rhythmische Flugbewegung auf Hautsinnesorgane in spezifisch erregender Weise einwirkt. Ich erinnere da nur an die spielenden Flugtänze der Tagfalter, an den Begattungsflug der Libellen usw. Auch ist bei manchen Insekten, z. B. beim Gelbrand (Dytiscus marginalis L.), beobachtet worden, daß die Männchen die Weibchen bei der Begattung aufs eifrigste mit den Fühlern bearbeiten.

Bei den wasserbewohnenden niederen Wirbeltieren spielt sicher der Tastsinn beim Zustandekommen der Begattung eine hervorragende Rolle. Im ersten Bande dieses Werkes wurde schon erwähnt, daß die Organe der Seitenlinie bei Fischen und Wassermolchen es jedenfalls sind, auf welche die eigenartigen Schwimmbewegungen dieser Tiere beim Liebesspiel einwirken. Die vielen exotischen Süßwasserfische, welche heutzutage importiert werden, gestatten es jedem Aquarienliebhaber mit Leichtigkeit jene hundertfältigen Variationen zu beobachten, unter denen das Liebesspiel der Fische abläuft. In der Hauptsache pflegt es in einem Zusammenschwimmen der beiden Geschlechter zu bestehen, wobei die Körper der beiden Partner sich nebeneinander bewegen, so daß sie stets Wasserströmungen erzeugen, welche gegenseitig auf ihre Seitenlinienorgane einwirken müssen. Oft ist aber die Einwirkung auf den mechanischen Sinn eine viel intensivere. Bei den Cyprinodonten, bei den beliebten Aquarienfischen Danio rerio, Poecilia vivipara und vielen anderen sieht man Männchen und Weibchen sich in der Fortpflanzungszeit aufs eifrigste im Wasser umherjagen. In manchen Fällen, so bei Danio rerio, ist beobachtet worden, daß im Anfang das Weibchen es ist, welches das Männchen immer aus seiner behaglichen Ruhe aufstört. Nach einiger Zeit aber ändert sich das Verhältnis, und das Männchen jagt hinter dem Weibchen her, es mit Schwanzschlägen peitschend, es wohl auch beißend und beschädigend. Dieses Begattungsspiel macht oft mehr den Eindruck eines Kampfes, einer Rauferei; denn das Weibchen erwidert vielfach die Zudringlichkeiten des Männchens mit gleicher Münze. Man hat schließlich den Eindruck, als werde dem Weibchen Gewalt angetan, wenn es zulassen



Abb. 372. Semotilus atromaculatus. Das senkrecht stehende Weibchen vom Männchen fast vollkommen umfaßt. Nach einer Photographie von Reighard.

muß, z. B. bei den lebendgebärenden Zahnkärpflingen (Cyprinodonten), daß die zum Begattungsorgan umgewandelte Schwanzflosse des Männchens in seine Geschlechtsöffnung eingeführt wird; oder wenn es fliehend, wie bei Danio rerio, unter den Schwanzschlägen des Männchens seine Eier ablaicht, über welche das Männchen während des raschen Schwimmens seinen Samen spritzt. Bei dem Neunauge (Petromyzon fluviatile L.) packt sogar das Männchen das Weibchen mit seinem Saugmund fest in der Nackengegend, während es unter lebhaften Körperbewegungen die austretenden Eier besamt. Die Einwirkung auf den Tastsinn bei den sich paarenden Fischen ist überhaupt vielfach ein sehr grober. Die Tiere beißen und beschädigen ihre Weibchen oft sehr stark. Manche Formen haben besondere morphologische Einrichtungen, um die Weibchen durch Hautreiz zu erregen. So wird nach B. Dean der stachlige Stirnanhang der männlichen Chimären in die Rückengegend des Weibchens gepreßt. Neuerdings sind bei einem nordamerikanischen Fisch des Süßwassers, Semotilus atromaculatus, die Liebesspiele genauer untersucht worden. Bei dieser Art erwartet das Männchen über seinem Nest die Weibchen. Die Männchen haben einen stachligen Laichausschlag, der bei den Bewegungen stark auf den Tastsinn des Weibchens einwirken muß. Im Moment vor der Eiablage wird das Weibchen vom Männchen, wie Abb. 372 zeigt, in einer sehr eigenartigen Weise mit dem ganzen Körper umfaßt. Bei Amphibien spielen die Daumenschwielen der Männchen der Anuren eine ähnliche Rolle, indem sie an bestimmten Stellen, z. B. in der Achselhöhle, in die Haut gedrückt werden (s. auch unten S. 495).

Unter den Reptilien kommen hier z. B. Schildkröten in Betracht. So wurde bei Chrysemys picta beobachtet, daß das Männchen das Weibchen durch Trommeln mit den Vorderextremitäten auf dessen Kopf und Augen gefügig zu machen sucht.

Sicherlich steht auch das Schnäbeln der Vögel als vorbereitende Handlung in Beziehung zum Geschlechtsleben. Wir können es besonders bei Tauben und Papageien wahrnehmen. Das Lecken und Reiben der Körper aneinander bei den Säugetieren dürfte eine ähnliche Bedeutung haben. So ist z. B. bei der Gazelle (Gazella dorcas L.) beobachtet



Abb. 373. Wellensittiche (Melopsittacus undulatus) schnäbelnd. Orig. nach der Natur.

worden, daß die Männchen sich an den Weibchen reiben und entlangstreifen, sowie daß sie ihnen das Gesicht ablecken. Das Lecken der Hunde ist allbekannt.

Viel schwerer ist die Bedeutung der chemischen Sinne für das Zustandekommen der geschlechtlichen Erregung zu beurteilen. Wir haben oben schon gesehen, daß sie jedenfalls eine wichtige Rolle beim Zusammenführen der Geschlechter spielen. Daß sie aber auch beim Geschlechtsakt selbst von Bedeutung sind, dürfen wir schon aus der Tatsache schließen, daß vielfach Geruchsstoffe produzierende Drüsen bei den Tieren sich in unmittelbarer Nachbarschaft der Geschlechtsteile befinden. Diese Drüsen sezernieren für gewöhnlich nur in geringem Maße oder gar nicht, während zur Fortpflanzungszeit ihre Produkte in großer Menge erzeugt werden und zum Teil Wirkungen haben, welche auch unseren Geruchsorganen zugänglich sind.

Wir haben schon oben erwähnt (S. 433), daß wir bei vielen niederen Tieren die Entleerung der Geschlechtsprodukte auf die Wirkung solcher chemischer Einflüsse zurückführen müssen. Die Duftapparate, welche bei Schmetterlingen und Käfern durch Fernwirkung die Geschlechter zusammenführen, tragen offenbar auch in der Nähe zur Erhöhung der Erregung bei. Sehr wichtig ist in diesem Zusammenhang eine Beobachtung von Herrick, welcher beim Seidenspinner feststellte, daß die an der Vagina des Weibchens befindlichen Drüsen eine starke Wirkung auf das Männchen ausüben. Schnitt er sie aus dem Körper des Weibchens heraus, so suchte das Männchen mit den Gewebestücken die Begattung durchzuführen, während es den danebenliegenden Körper des Weibchens unbeachtet ließ. Blunck fand beim Gelbrand (Dytiscus marginalis L.) alle Anzeichen dafür, daß das Weibchen mit Hilfe des Geruchssinns definitiv erkannt wird. Der männliche Käfer stürzt sich oft auf andere Männchen oder auf Angehörige anderer Arten, die er besteigt und dann mit den Fühlern, den Trägern des Geruchssinnes, eifrig betastet. Ist es nicht ein zugehöriges Weibchen, so läßt die Erregung bald nach und es wird verlassen. Bei manchen Käfern drängen sich die durch den Geruch angelockten Männchen so um die Weibchen, daß z. B. bei Telephorus rufus durch Heger beobachtet wurde, daß zwei Männchen gleichzeitig ihre Kopulationsorgane in die Genitalöffnung eines Weibchens schoben. Andererseits scheint der Stoff, der den Duftapparaten der Insektenmännchen entströmt, die Weibchen gefügig zu machen.

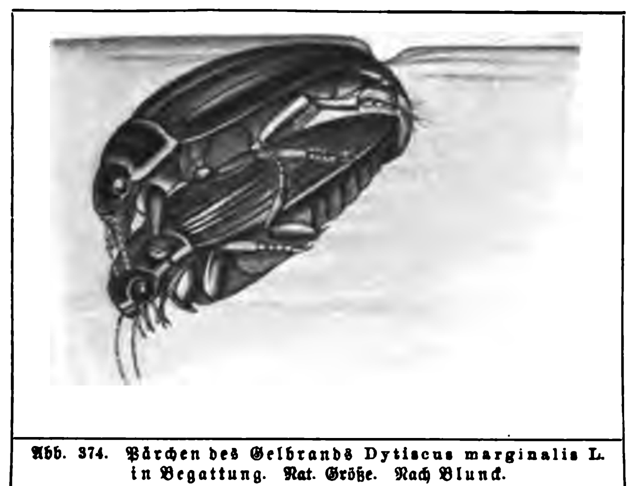


Abb. 374. Pärchen des Gelbrands Dytiscus marginalis L. in Begattung. Nat. Größe. Nach Blunck.

Männliche Schmetterlinge entfalten in der Nähe des Weibchens ihre Duftorgane.

Auch bei den luftbewohnenden Wirbeltieren spielen Drüsen eine wichtige Rolle im Geschlechtsleben. So produzieren bei Schlangen und Eidechsen die Analdrüsen zur Begattungszeit ein stark riechendes Sekret; die Alligatoren besitzen eine Moschusdrüse, die dann einen ähnlichen Geruch erzeugt wie die entsprechenden Drüsen von Moschusente und Moschustier.

Die Bibergeildrüsen der Biber, welche ihren Sitz unter der Vorhaut dieser Tiere haben, und ähnliche Drüsen anderer Nager, die an verschiedenen Körperteilen befindlichen Geruchsdrüsen von Huftieren, die am Schwanz sitzenden Violdrüsen der Raubtiere spielen ebenfalls ihre Rolle im Geschlechtsleben. Sehr auffallend und charakteristisch ist ja der Brunstgeruch der Hirsche, Elche, Antilopen und der Ziegenböcke. Die Elefanten sondern aus zwei Drüsen neben den Ohren zur Brunstzeit eine für unsern Geruchssinn übelriechende Flüssigkeit in großen Mengen ab. Bei Antilopen, Hirschen usw. hat man beobachtet, daß die Tiere vor dem Eintritt der Begattungserregung sich das Sekret der Gesichtsdrüsen ableckten.

Sehr charakteristisch ist die Beteiligung von tonerzeugenden Organen und die Stimmbildung im Liebesleben der Tiere. Es sind fast ausschließlich luftbewohnende Tiere, welche sich durch Locktöne und -rufe gegenseitig anlocken. Aber auch bei manchen Wassertieren spielen Töne mindestens bei der Steigerung der geschlechtlichen Erregung eine Rolle. Viele Beobachter haben bei den verschiedenen Wasserkäferarten eigentümliche Geräusche während der Begattung festgestellt. Blunck hat beim Gelbrand konstatiert, daß das eigentümlich tickende Geräusch bei dem rhythmischen Schütteln des Weibchens durch Überspringen des Femurs des Hinterbeins über die scharfe Vorderkante des Trochanter zustande kommt. Auch bei vielen Fischen ist besonders zur Begattungszeit Fähigkeit zur Erzeugung von Geräuschen beobachtet worden. Ctenops vittatus ♂ gibt z. B. beim Liebesspiel eigenartige knurrende Laute von sich, die vom Weibchen durch ein leises Zischen beantwortet werden. Auch bei Fundulus gularis erfolgt ein gegenseitiges Anknurren beim Liebesspiel, wobei die Kehlregion der Tiere sackartig aufgebläht wird. Welse sind imstande, brummende, grunzende, klopfende, tickende oder trommelnde Geräusche hervorzubringen, die wohl auch in irgendeiner Beziehung zum Geschlechtsleben stehen.

Die Stimmorgane, die viele Lufttiere auszeichnen, sind im ersten Band bereits beschrieben worden. Das Zirpen der Heuschrecken, Grillen und Cikaden, die Laute der Bockkäfer, das Summen und Brummen der Fliegen und Hymenopteren steht vielfach in Beziehung zum Liebesleben dieser Tiere. Wir können dies schon aus der Tatsache entnehmen, daß die tonerzeugenden Organe meist nur bei den männlichen Individuen vorkommen.

Unter den luftbewohnenden Wirbeltieren sind zunächst die anuren Amphibien zu erwähnen; das Quaken der Frösche, den Glockenton der Unken, das Getöne der Laubfrösche

hört man vor allem in der Paarungszeit. Wir werden unten S. 511 hervorzuheben haben, daß exakte Untersuchungen die Bedeutung der Stimme der Amphibien für das Geschlechtsleben erwiesen haben.

Unter den **Reptilien** sind es namentlich Krokodile und Schildkröten, bei denen zur Paarungszeit Erzeugung von Tönen beobachtet wird, doch sind auch Chamäleons und vor allem Geckos stimmbegabt. Das Gebrüll der Krokodile zur Nachtzeit auf den Sandbänken soll einen ganz seltsamen Eindruck machen. Die Alligatoren machen unter lautem Brüllen seltsame Evolutionen im Wasser vor den Weibchen, wobei sie sich um ihre Längsachse wirbeln, den Kopf und Schwanz hoch strecken und den Körper so stark wie möglich aufblasen. Zu gleicher Zeit strömen die obenerwähnten Moschusdrüsen ihren intensiven Geruch aus. Schildkrötenmännchen, z. B. von Testudo graeca, Emys europaea L., der asiatischen Gattung Nicoria zischen und pfeifen in eigenartiger Weise, wenn sie die Weibchen verfolgen. Bei den Männchen der Riesenlandschildkröten der Galapagosinseln gleicht die Stimme einem rauhen Geheul oder Gebell, das auf Hunderte von Metern vernehmbar ist. Sehr merkwürdig ist die erst neuerdings entdeckte Fähigkeit der Männchen der nordamerikanischen Schildkröten aus der Gattung Cinosternum, die man in ihrer Heimat infolge der Wirkung ihrer Stinkdrüsen als „Stinktöpfe" bezeichnet, in ähnlicher Weise wie die Heuschrecken Töne zu erzeugen. Sie besitzen auf den Hinterbeinen zwei Reihen von Horntuberkeln, welche aneinander gerieben, ein weithin hörbares Zirpen hervorrufen. Da sie bloß bei den Männchen vorkommen, ist an ihrer sexuellen Bedeutung wohl nicht zu zweifeln. Die einzigen Wirbeltiere, die sonst noch in ähnlicher Weise Töne erzeugen, sind Geckos aus den Gattungen Teratoscincus und Ptenopus, bei denen beide Geschlechter durch Aneinanderreiben der hornigen Schuppenringe am Schwanz zu zirpen vermögen. Bei ihnen soll vielleicht diese Tonerzeugung zur Anlockung von Heuschrecken und Grillen, ihrer Nahrung, dienen.

Die eigenartigste und reizvollste Entwicklung hat die Beziehung der Stimmbildung zum Geschlechtsleben bei den **Vögeln** erfahren. Die Vögel bringen die für sie charakteristischen Laute nicht mit dem oberen Kehlkopf hervor wie die stimmbegabten Reptilien und Säugetiere. Sie haben vielmehr ein zweites Kehlkopfgebilde, die sog. Syrinx, an der Stelle, wo sich die Luftröhre in die zwei Lungenbronchien gabelt. Hier ist das Skelett in eigenartiger Weise umgebildet, Stimmbänder sind vorhanden, und eine besondere Muskulatur bringt die notwendigen Bewegungen hervor (Abb. 375). Diese Syrinx ist nun bei den Vögeln in beiden Geschlechtern ausgebildet, wie denn auch beide Geschlechter stimmbegabt sind. Aber bei denjenigen Vögeln, bei denen die Stimme im Geschlechtsleben eine besondere Rolle spielt, besonders bei den Singvögeln, zeigt die Syrinx des Männchens einen komplizierten Bau, und besitzt allein das Männchen die

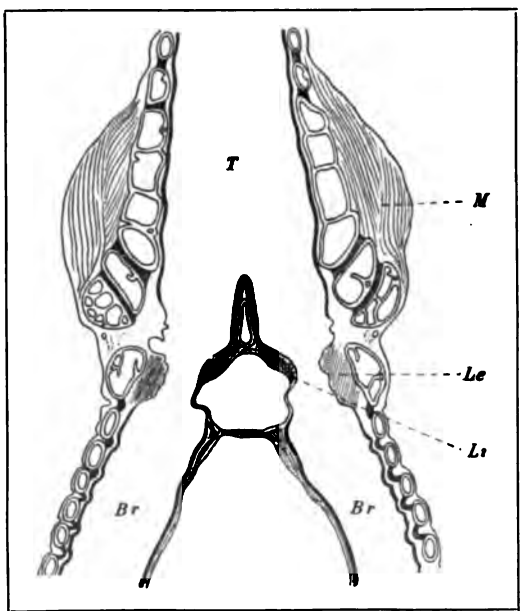


Abb. 375. Durchschnitt durch die Syrinx einer männlichen Amsel (Turdus merula L.). *T* Trachea (Luftröhre); *Br* Bronchien; *M* Singmuskeln; *Li*—*Le* innere und äußere Stimmlippen. Vergr. ca. 15 mal. Nach Häcker.

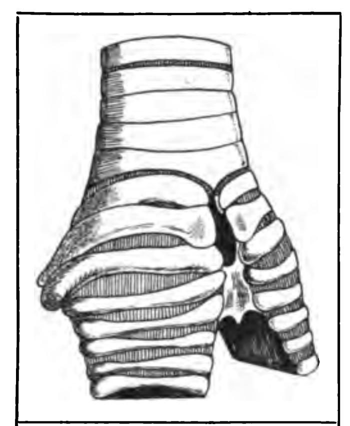


Abb. 576. Syrinxskelett der Elster (Pica caudata). Die Knorpelringe in ihrer eigenartigen Anordnung sind deutlich erkennbar. Vergr. ca. 15 mal. Nach Haecker.

vollendete Singfähigkeit. Wir dürfen wohl annehmen, daß die Stimme bei den Vögeln zunächst ein Hilfsmittel darstellt, mit dessen Hilfe die Individuen der gleichen Art sich untereinander erkennen und gegenseitig auffinden. Die leichtbeschwingten Vögel brauchen besondere Hilfsmittel, um nicht von den Luftströmungen „in alle Winde" verstreut zu werden. Sie brauchen sie um so mehr, je mehr sie gesellige Neigungen haben, was für sehr viele unserer Singvögel zutrifft, welche wenigstens zeitweise in kleineren oder größeren Verbänden zu leben pflegen. Den Charakter als Locktöne und überhaupt als Hilfsmittel zur gegenseitigen Verständigung behalten die hervorgebrachten Laute auch bei den besten Sängern, wie wir aus ihrem Verhalten bei der Brutpflege, bei der Erziehung der Nachkommenschaft, beim Wanderzug usw. entnehmen können.

Einen hochentwickelten, wohllautenden Gesang besitzen nur binnenländische Vögel, vor allem die Angehörigen der Ordnung der Singvögel. Die Wasservögel, besonders die Meeresvögel, haben fast alle rauhe, schrille oder sonstwie für unser Ohr mißlautende Schreie. Manche binnenländische Wasser- und Sumpfvögel haben immerhin einigermaßen melodische Stimmen.

Bei den Seevögeln und den Tagraubvögeln finden wir vielfach noch keine wesentliche Differenz zwischen den gewöhnlichen Lockrufen und denjenigen Lauten, welche zur Paarungszeit produziert werden. Auch sind die Rufe der beiden Geschlechter nicht erheblich verschieden. Letzteres gilt z. B. auch für die Rabenvögel, unter denen sich die Spezialisierung besonderer sexueller Stimmentwicklung anzubahnen beginnt, indem z. B. Elstern und Häher in der Paarungszeit eigenartige, geschwätzartige Gesangsformen zum besten geben. Bei den Spechten ist der Unterschied zwischen den gewöhnlichen Lockrufen und jenen, welche in der Paarungszeit Männchen und Weibchen voneinander scharf unterscheiden, schon deutlich erkennbar. Bei ihnen wie bei den Kuckucken sind sexuelle Laute sowohl bei der Paarung als auch während des eigentlichen Begattungsvorganges zu hören. Rallen und Regenpfeifer haben vielfach nur einen einzigen Ton, den sie bei allen möglichen Gelegenheiten, zu allen möglichen Zwecken verwenden. Doch zeigt sich hier schon eine weitgehende Spezialisierung, „indem der eigentliche Grundlaut je nach dem Affekte, der ihn hervorruft, jedesmal in bestimmt modulierter Weise reproduziert wird." (Häcker.) Die Stimme des Flußuferläufers (Actitis hypoleucos) z. B. besteht nur aus einem hellen, zarten, sehr hohen Pfeifen. Hididi, hididi ruft der Vogel, einerlei, ob er seine Jungen warnen, seine eigene Angst ausdrücken, sein Weibchen locken will. Die Dunenjungen, die Weibchen, die Männchen haben denselben Ruf. Aber wie verschieden moduliert kann er sein! Obwohl er stets aus denselben Elementen besteht, muß der Ruf jeweils ganz verschieden auf das Ohr wirken, für das er bestimmt ist. Wie ganz anders klang der langgedehnte Warnungsruf auf den kiesigen Inseln des Lech, wo ich ihn öfter hörte, zur Zeit, wo die Brut ausschlüpfte, als einige Wochen vorher, während der Begattungszeit, das hohe, helle, rasche tĭtĭhīdī des Männchens.

Unter den eigentlichen Singvögeln finden wir eine fortschreitende Entwicklung zu einem immer komplizierteren und auch für unser Ohr wohllautenden Gesang. Vielfach gleicht er noch dem Lockton oder einfachen Paarungsruf, oft ist er von jenem ganz verschieden. Paarungsruf und Gesang werden während der Paarungszeit oft untermischt ge-

hört und spielen offenbar beide eine Rolle beim Zustandekommen der geschlechtlichen Erregung.

Außer dem Lockton und dem eigentlichen Gesang finden wir bei den Singvögeln eine ganze Anzahl von verschiedenen Rufen, die wohl voneinander unterscheidbar sind und verschiedene Bedeutung haben. Sie sind gewöhnlich bei den verschiedenen Arten einer Gattung oder Familie in paralleler Ausbildung nachzuweisen. Unsere einheimischen Finken haben z. B. außer ihrem Hauptlockton einen besonderen Ruf beim Auffliegen und im Flug und einen Warnungsruf. Unsere Schwarzamsel (Turdus merula L.) hat nach Naumann fünf verschiedene Rufe. Wenn die auf Bäumen oder Sträuchern sitzenden oder umherflatternden Amseln sich gegenseitig anrufen, so verwenden sie ihren gewöhnlichen Lockton, der aus einem trillernden „Ssrii" oder „Ssrissrii" besteht. In denselben Situationen kann man sie als zweiten Ruf ein tiefes, hohles und dumpfes „tacktack" oder „tucktuck" erschallen hören.

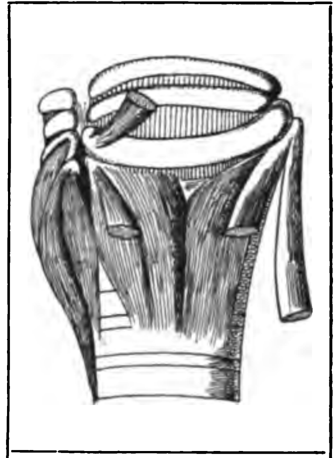


Abb. 377. Syrinxmuskulatur der Rabenkrähe (Corvus corone L.). Von der Seite gesehen Vergr. ca. 15 mal. Nach Haecker.

Das laute, hohe „tix tix tix tix tix tix" ist ein Warnungsruf, der bei sich nähernder Gefahr ausgestoßen wird. Wenn dann die Amseln die Flucht ergreifen, oder wenn eine plötzliche Gefahr sie schreckt, so stoßen sie ein durchdringendes, hastiges „gaigiggigigi gaigiggiggiggi" aus. Ihr fünfter Ruf ist ein oft minutenlang wiederholtes „tix", den sie abends hören lassen, wenn sie aufhören zu singen, sich an die Schlafplätze oder zur Tränke begeben.

Ein Lockruf, der oft wiederholt wird, besonders stark betont ist oder sehr laut erschallt, ist bei manchen Vögeln die einzige Besonderheit der Stimmentwicklung in der Paarungszeit. Eine Anzahl von Wasservögeln und vor allem die Singvögel lassen aber besondere Töne ausschließlich in der Fortpflanzungszeit vernehmen. Da finden wir denn schon, daß diese Töne vielfach nur von Männchen hervorgebracht werden, oder daß deren Töne doch gegenüber denjenigen der Weibchen komplizierter sind. Oft handelt es sich dabei nur um einen besonderen Lockruf, den man dann als den Paarungs- oder Frühlingsruf bezeichnet. Solche Paarungsrufe gibt es bei manchen Finken- und Meisenarten. Eine gewisse Art von Gesang entsteht bei manchen Vögeln durch mehrmalige Wiederholung des Lockrufs. Doch ist dabei in der Regel der einzelne Ton kräftiger und voller als beim gewöhnlichen Lockruf. Ein Beispiel hierfür sind unsere Spechte. Bei Regenpfeifern, Strandläufern und Flußtauchern wiederholen sich die einzelnen Töne so rasch, daß das Ganze wie ein Triller wirkt.

Die einfachsten Formen eigentlichen Gesanges bezeichnen wir im Anschluß an Häcker, dem wir überhaupt bei dieser ganzen Darstellung folgen, als Geschwätze. Sie bestehen aus einer Aneinanderreihung ganz verschiedenartiger Laute. Oft, wie z. B. beim Eichelhäher, sind diese Laute gurgelnd, pfeifend, kratzend und kreischend, wobei dann der Vogel, geleitet von seinem Nachahmungstrieb, alle möglichen Laute einflicht, indem er z. B. das Gackern einer Henne, das Wiehern eines Füllens, das Kreischen einer Säge nachahmt. Singvögel, wie z. B. die amerikanische Spottdrossel, manche Laubenvögel (vgl. S. 458) oder unsere einheimischen Würgerarten, vor allem der Neuntöter (Lanius collurio L.) fügen ihrem Gesang die nachgeahmten Stimmen aller möglichen anderen Vögel ein, so diejenigen der Feldlerchen, der Grasmücken, Finken usw. (vgl. auch das unten S. 458 über den Gesang der australischen Laubenvögel Gesagte). Was diese sogenannten Geschwätze von dem eigentlichen Schlag, der höchststehenden Form des Vogelgesanges unterscheidet, das ist der Mangel

eines bestimmten Rhythmus. Sogar ohne Entwicklung zu einer rhythmischen Form kann der Vogelgesang auch für unser Ohr schön und wohllautend sein. So ist das Lied der Gartengrasmücke (Sylvia hortensis) eine einfache Aneinanderreihung von flötenden Tönen. Der Schlag, der höchstentwickelte Typus des Vogelgesanges, besteht aus einer oder mehreren Reihen von wohlgesonderten Tönen, die eine bestimmte Tonhöhe und Klangfarbe besitzen. Diese Reihen, die sich in einem bestimmten Rhythmus wiederholen, bezeichnen wir als die Strophen des Vogelschlages. Ein Schlag kann aus einer oder mehreren Strophen bestehen.

So ist der Gesang des Buchfinken einstrophig, und zwar besteht die Strophe aus etwa zehn Silben, die man etwa als eine Eingangsfigur, einen Triller und eine Schlußschleife bezeichnen kann. Naumann hat z. B. versucht, die Strophe des Buchfinken durch folgende Silben wiederzugeben: „Tititi tütütüt aschitzkebier oder klingklingklingrrrrraschitzkebier."

Mehrstrophig ist der Gesang der Singdrossel; er besteht aus stark gesonderten Strophen von großer Mannigfaltigkeit, die in der Regel zwei- bis fünfmal wiederholt werden. Ausgezeichnet sind sie durch prachtvoll flötende Töne. Das Beispiel eines Drosselgesanges in der Beschreibung nach Naumann geben folgende Silben: „Tratü tratü — tratü — — kudühb kudühb kudühb ügügög ügügög."

Jedermann von uns kennt den Gesang der Schwarzamsel, der in eigentümlicher Weise eine Fortbildung des Drosselgesangs darstellt, der aber durch einige zirpende und heisere Töne etwas verunstaltet wird. Den kompliziertesten und wohl auch schönsten Gesang lassen die Nachtigallen (Luscinia philomela) und der Sprosser (Luscinia maior) ertönen. Es ist dies ein vielstrophiger, oft sehr komplizierter Gesang.

Der Gesang ist eine ererbte Eigentümlichkeit der Vögel. Nicht nur die Fähigkeit des Singens und der Trieb hierzu, sondern auch der Charakter des der Art eigentümlichen Gesanges ist ihnen durch Vererbung übermittelt. Junge Vögel, welche isoliert von alten der gleichen Art aufgezogen werden, vermögen dennoch den für die Art charakteristischen Gesang hervorzubringen. Allerdings wird er durch Übung und durch nachahmende Erlernung ausgebildet und vervollkommnet. Nicht nur, daß manche Vögel im Anfang des Frühlings weniger vollkommen singen als im weiteren Verlauf desselben. Wir finden auch, daß je nach den Gegenden der Schlag der gleichen Vogelart variiert. So ist es bekannt, daß jede Gegend ihren eigenen Finkenschlag besitzt, und aus gewissen Gegenden Thüringens wird berichtet, daß dort die Buchfinken ganz besonders schön singen. Die jungen Vögel scheinen zum Teil durch Unterricht der Eltern zu lernen und so ihren Gesang zu vervollkommnen, und so wie wir vorhin gehört haben, daß viele Vögel den Gesang anderer oder in der Natur hörbare Laute nachahmen, so sind auch manche guten Sänger, wie z. B. Kanarienvögel und Dompfaffen, imstande, in der Gefangenschaft von ihrem Herrn vorgepfiffene Melodien anzunehmen. Ich habe selbst einmal Gelegenheit gehabt, zu beobachten, daß eine in einem Landhaus am Waldrand aufgezogene Kanarienvogelbrut die Stimmen der dort vorkommenden Waldvögel in ganz auffallender Weise erlernte. Das hohe Alter, welches viele Vögel erreichen, bringt für manche Individuen die Möglichkeit mit sich, lange Zeit zu lernen, sich zu vervollkommnen, aber auch auf andere einzuwirken.

Wer den Gesang der Vögel einigermaßen beobachtet hat, wird nicht im Zweifel darüber sein, daß er in einem engen Verhältnis zum Geschlechtsleben dieser Tiere steht.

Schon die Tatsache, daß viele Vögel, wie z. B. unsere Goldammern, die Amseln, Drosseln, Spechtmeisen, Grün- und Grauspechte, ihren Paarungsruf laut und durchdringend von exponierten Punkten, also z. B. vom Gipfel eines Baumes aus erschallen lassen, zeigt, daß der Vogel auf sich aufmerksam machen, oder mit anderen Worten, ein

Weibchen anlocken will. Viele Singvögel kommen beim Frühjahrszug vor den Weibchen an, nehmen ihre zukünftigen Wohnplätze ein und locken durch ihren Gesang die Weibchen zu denselben hin. Naumann hat hervorgehoben, daß die im Frühjahr ankommenden Nachtigallenmännchen beinahe alle des Nachts singen, um die später ankommenden bei Nacht reisenden Weibchen anzulocken. Aber der Gesang hat offenbar nicht nur seine Bedeutung beim Zusammenführen der Pärchen, sondern er spielt auch eine wesentliche Rolle bei der Steigerung der geschlechtlichen Erregung vor der eigentlichen Paarung. Vielfach werden durch den Ruf des Männchens Antwortrufe des Weibchens ausgelöst. Leicht ist z. B., bei den Grasmücken das Rufen und Antworten der beiden Geschlechter, jene zärtlichen, flüsternden Laute zu beobachten. Am überzeugendsten für die Bedeutung des Rufes für die geschlechtliche Erregung ist die Beobachtung des Paarungsvorganges bei den Kuckucken. Wenn die Kuckucke durch fortgesetztes Rufen ihre Weibchen in größere Nähe gelockt haben, so hört man das eigentümliche Gekicher der letzteren. Und wenn der männliche Kuckuck den dreisilbigen Ruf „Kuckuckuck" ertönen läßt und gleichzeitig das Gekicher des Weibchens erschallt, so kann man die Vögel sich umflattern sehen, man hört ihren Flügelschlag, bemerkt das Rauschen in den Blättern und erkennt, daß sie sich gegenseitig gefunden haben.

Ein weiterer Beweis dafür, daß der Gesang im geschlechtlichen Leben der Vögel eine wichtige Rolle zu spielen hat, liegt in der Tatsache, daß er bei einer ganzen Reihe von Vögeln durch andere Sorten von „Musik" ersetzt ist. Ich erinnere nur an das Klappern der Störche, welches ebenso wie die Singfähigkeit eine vielfältige Bedeutung im Vogelleben besitzt. Ein Storch klappert, um alle möglichen Affekte damit auszudrücken: die Jungen im Nest z. B., wenn sie Hunger haben, und wenn die Alten mit der Beute ihnen nahen; bei freudiger Erregung, bei Zorn, bei Angst ertönt das Klappern, und wie die Singvögel auf dem Zug ihre Lockrufe erschallen lassen, so klappern die Störche auf ihrer Wanderung. Die Spechte üben während der Begattungszeit im Frühjahr ganz eigentümliche Künste aus. Nur im Frühjahr und nur vom Männchen wird eine besondere Sorte von Musik hervorgebracht. Der Specht hängt sich dann an einen dürren Ast und hämmert mit seinem Schnabel sehr fest und rasch gegen denselben. Dieser gerät nun selbst in eine schwingende Bewegung, wodurch die Schläge verdoppelt werden. Dadurch entsteht ein weithin hörbarer schnurrender Ton, der je nach der Größe und Schnabelform der betreffenden Spechtart einen andern Klang besitzt. Bei den Bekassinen wird ein eigentümliches Meckern durch den Widerstand, den die Luft beim Flug an absonderlich geformten Schwanzfedern findet, hervorgerufen. Dieses merkwürdige Geräusch ersetzt bei diesen Tieren den Paarungsruf. Wieder bei anderen Vögeln finden wir die Syrinx schwach ausgebildet und trotzdem die Fähigkeit zur Erzeugung einer eigenartigen und lauten Musik. So ist der Paarungsruf der Rohrdommeln und ihrer Verwandten ein lautes Brüllen, welches durch den mit Luft vollgepumpten, sehr erweiterungsfähigen Ösophagus erzeugt wird. Bei anderen Formen, wie bei dem Emu, Schwänen und Kranichen ist die Luftröhre enorm verlängert und zum Teil erweitert. Sie liegt dann oft in Schlingen aufgewunden in besonderen Aushöhlungen des Brustbeines. Durch sie wird der Stimme eine ganz besondere Resonnanz verliehen. Ganz besonders eindrucksvoll soll nach Hudson die Musik sein, welche Chauna chavaria, die Chakra (Abb. 393 S. 493) in Südamerika, erzeugt, wobei hervorzuheben ist, daß dieser große Vogel seine Konzerte oft in Flügen von vielen Tausenden von Exemplaren gibt. Chöre von je 500—600 Exemplaren wechseln dabei in einer strengen Regelmäßigkeit miteinander ab.

Vor allem wird uns aber die Bedeutung der Vogelstimmen im Geschlechtsleben einleuchten, wenn wir sehen, in welcher eigenartigen Weise die Anwendung der Stimme oft

mit anderen Bewerbungskünsten kombiniert ist. Wir werden sehen, daß gleichzeitig mit der Einwirkung auf das Ohr auch eine Beeinflussung des Auges des anderen Geschlechtes in vielen Fällen stattfindet. Zwar ist hervorzuheben, daß vielfach die besten Sänger, d. h. also wohl diejenigen Vögel, deren Stimme die größte Wirkung auszuüben vermag, ein unscheinbares, farbloses Gefieder besitzen. Doch gilt dies nicht durchaus. Die Pirole z. B. vereinigen mit einer wohllautenden, weithin hörbaren Stimme das auffällige, goldgelbe Gefieder. Immerhin ist es richtig, daß hervorragende Sänger, wie die Nachtigallen und Sprosser, ein bescheidenes Kleid tragen. Das stimmt auch gut überein mit dem allgemein in der Natur durchgeführten Prinzip der Sparsamkeit. Im Zusammenhang damit sei auch darauf hingewiesen, daß die Mehrzahl der Beobachter den Gesang der Vögel der nordischen Gebiete der Erde, also vor allem von Europa, Nordamerika und Nordasien, demjenigen der tropischen Vögel für weit überlegen hält. Es ist ja wohl anzunehmen, daß ein solches Urteil vom subjektiven Geschmack des jeweiligen Beobachters abhängt. Ich selbst hatte den Eindruck, daß auch in den Tropen viele reizvolle Sänger in der Vogelwelt existieren. Immerhin kann zugegeben werden, daß auch dort die besten Sänger im feuchten Dunkel des Urwaldes oder in den nebligen Gebieten der Gebirge vorkommen, und es mag sein, daß im hellen Licht der Tropen vorzugsweise die Farbenpracht der Vögel zur Geltung kam, so daß eine höhere Entfaltung des Gesanges dort keine zwingende Notwendigkeit war.

Daß die Stimme auch im Geschlechtsleben der Säugetiere eine Rolle spielt, ist jedermann bekannt, der einmal das Singen und Heulen eines verliebten Katers mitangehört hat. Die Jagdmethode vieler Jäger besteht darin, daß sie den Lockruf des Weibchens ertönen lassen, so z. B. das Fippen des Rehes, auf welches das Männchen, während es sich nähert, antwortet. Wie bei den Vögeln, so sehen wir auch bei vielen Säugetieren die Männchen geneigt, in der Begattungszeit Laute, die auch sonst von ihnen als Ausdruck verschiedenartiger Affekte ausgestoßen werden, mit besonderer Intensität zu produzieren. Ich erwähne nur den Brunstschrei der Hirsche, das Wiehern der Pferde, das Schreien der Esel. Und um auch die höchststehenden Tiere zu erwähnen, so sei auf das Brüllen vieler Affenarten hingewiesen. Bei den südamerikanischen Brüllaffen ist das Zungenbein zu einem merkwürdigen Resonanzorgan umgebildet, das in seiner Vollkommenheit nur dem Männchen eigentümlich ist. Das Vorkommen ausschließlich im männlichen Geschlecht, bzw. die viel mächtigere und kompliziertere Bildung bei demselben, weist schon auf eine Beziehung zum Geschlechtsleben hin. Kehlsäcke kommen auch bei Menschenaffen vor, so beim männlichen Orang-Utan. Unter den Gibbons ist besonders der Siamang auf Sumatra erwähnenswert, dessen Männchen Laute hervorbringt, die man direkt als einen Gesang bezeichnen kann; er reiht eine Folge von Tönen aneinander, welche eine chromatische Tonleiter von elf Tönen darstellt, die herauf- und heruntergesungen wird, und die mit melodischem Klang weithin den Wald erfüllt. Vom Siamang schreibt z. B. Selenka: „Einige alte Männchen beginnen den Reigengesang in vereinzelten, sehr tiefen, glockenähnlichen Tönen, dann setzen die Weibchen und jüngeren Tiere ein mit einem regelrechten, schmetternden, hohen Juchzer, „juhhh", dem sich ein überlautes, hochtöniges Gelächter anschließt, in immer leiseren Tönen verklingend."

Was uns noch weiterhin veranlassen muß, die beschriebenen Lautäußerungen der Tiere mit dem Geschlechtsleben in Verbindung zu bringen, das ist, wie gesagt, die Tatsache, daß sie oft in eigenartiger Weise mit Einwirkungen auf den Gesichtssinn kombiniert sind. Bei vielen Tieren sind Männchen und Weibchen in Form und Färbung auffallend voneinander verschieden. Diese Verschiedenheit hat unzweifelhaft ihre Ursache in der verschiedenen Kon-

stitution beider Geschlechter. Sie ist zum Teil durch Vererbung festgelegt und von den ersten Schritten der Embryonalentwicklung an erkennbar; vielfach tritt sie erst deutlich in Erscheinung, wenn die Geschlechtsdrüsen der betreffenden Individuen sich entwickeln; wir haben wohl dann ein Recht, die betreffenden Unterschiede in vielen Fällen auf eine innere Sekretion der Geschlechtsdrüsen zurückzuführen. So sehen wir zunächst viele Tiere nur während der Fortpflanzungszeit in den beiden Geschlechtern durch Verschiedenheit in der Färbung voneinander abweichen. Wir sprechen dann von Hochzeitskleidern der betreffenden Arten und sehen sie meistens im männlichen Geschlecht in besonders auffallender Weise ausgebildet. Wenn auch Färbungsunterschiede zwischen Männchen und Weibchen bei niederen Tieren vorkommen, so gelangt eine besondere Prunkfärbung der Männchen doch erst bei höheren Tieren, besonders bei Wirbeltieren, zur vollen Entfaltung. Nehmen wir daher auch an, daß die verschiedene Färbung der beiden Geschlechter zunächst durch deren Konstitution ohne Beziehung auf einen Zweck veranlaßt ist, so weisen uns doch manche Tatsachen darauf hin, daß sie sekundär in eine wichtige Beziehung zum Geschlechtsleben getreten ist. Jene höheren Tiere, bei denen besondere Auszeichnungen der Geschlechter in Farbe und Form uns entgegentreten, sind samt und sonders Tiere mit hochentwickelten Augen. Für die wirbellosen Tiere und die Fische ist neuerdings durch Heß die Fähigkeit zur Farbenunterscheidung bestritten worden. Mir scheinen seine Versuche nicht absolut beweisend zu sein, da meine eigenen Erfahrungen mir für eine Fähigkeit zur Farbenunterscheidung jedenfalls bei allen höheren Wirbeltieren, bei vielen Knochenfischen und jedenfalls bei den höheren Gliedertieren zu sprechen scheinen. Die neueren Untersuchungen von v. Frisch scheinen mir meine Bedenken gegen die Deutungen von Heß vollkommen zu rechtfertigen. Wir dürfen also annehmen, daß die genannten Tiergruppen imstande sind, in irgendeiner Weise die die Geschlechter unterscheidenden Merkmale mit den Lichtsinnesorganen wahrzunehmen, und die Art und Weise, wie die Prunkfarben vielfach zur Schau getragen werden, weisen darauf hin, daß sie wahrgenommen werden, und daß die Wahrnehmung einen bestimmten Einfluß auf die betreffenden Tiere hat. Hochzeitskleider, welche nur während der Fortpflanzungsperiode auftreten, finden wir vorwiegend bei Wirbeltieren.

Sehr viele Fischarten zeigen während der Fortpflanzungszeit im männlichen Geschlecht sehr auffallende Färbungen und Zeichnungen. Gewisse Partien des Körpers, besonders Hals und Bauchseite, doch auch der Rücken, der Kopf, die Flossen, erhalten durch Pigmente sehr lebhafte Färbungen. Ich erinnere nur an die prachtvollen roten Flecken, welche der männliche Lachs während der Fortpflanzungsperiode aufweist, und welche sich scharf von dem zu jener Zeit viel intensiver als sonst blau und schwarz gefleckten Untergrund abheben. Viele der kleinen Fischarten aus allen Gegenden der Welt, die gegenwärtig so viel von Liebhabern in Aquarien gehalten werden, sind im männlichen Geschlecht, besonders während der Fortpflanzungszeit, durch sehr schöne Färbungen und Zeichnungen von den Weibchen unterschieden. So die Arten aus den Gattungen Gambusia, Mollienisia, Betta und viele andere. Unsere Bitterlinge (Rhodeus amarus) und die Stichlingarten zeigen ebenfalls Prachtfärbung bei den Männchen während der Fortpflanzungszeit. Es sind dies alles Süßwasserfische, aber wir finden die gleiche Eigentümlichkeit bei marinen Fischen. Ich erinnere nur an die Julis- und Callionymus-Arten (z. B. Callionymus lyra Abb. 378) sowie an die Labriden. Bei Labrus mixtus, einem Labriden der Nordsee z. B., ist das Männchen orange oder gelb gefärbt mit blauen Längsstreifen; das Weibchen dagegen ist rot mit drei großen schwarzen Flecken auf dem hinteren Teil des Rückens. Unter den Amphibien sind es hauptsächlich die Molche, bei denen zur Fortpflanzungszeit die Färbung der Männchen viel



Abb. 378. Callionymus lyra, das größere Männchen und das kleinere Weibchen, beim Liebesspiel. Verkl. 1/2. Orig. unter Benutzung von konservierten Exemplaren und einer Abbildung von Cunningham angefertigt.

intensiver ist. Auch von vielen Eidechsen ist es bekannt, daß bei ihnen im Frühjahr die Färbungen viel lebhafter werden und damit der Unterschied zwischen beiden Geschlechtern sich erheblich erhöht. Während bei den genannten Tieren die Änderungen der Färbungen auf Verschiebung und Vermehrung des Pigmentes beruht, hat die Anlegung des Hochzeitskleides bei den Vögeln einen Mauserungsvorgang zur Voraussetzung. Die sogenannte Frühlingsmauser unserer Vögel führt vielfach zur Ausbildung des Hochzeitskleides, indem besonders farbige oder sonstwie auffällige Federn beim Männchen hervorwachsen oder auch durch Ausfallen anderer Federn zum Vorschein kommen. So erwerben viele Vögel ein Prachtkleid, welches sie sehr stark in beiden Geschlechtern voneinander unterscheidet. Aber bei den Vögeln finden wir sehr häufig die Männchen schon sehr frühzeitig oder mindestens vom Zeitpunkt der Geschlechtsreife an von den Weibchen stark unterschieden. Wir haben früher schon bei Besprechung der Schutzfärbung auf diese Erscheinung hingewiesen. Wir hoben damals hervor, daß bei vielen Vögeln die jungen Tiere eine Schutzfärbung besitzen, welche die Weibchen dauernd beibehalten, während die Männchen vom Eintritt der Geschlechtsreife an oft sehr auffallend werden. Bei solchen Tieren haben wir also eine dauernde Prunkfärbung der Männchen, die allerdings während der Fortpflanzungszeit oft noch gesteigert werden kann. So finden wir bei allen Kolibriarten, bei den Paradiesvögeln, bei sehr viel Hühnervögeln, bei den Glanzstaren, vielen tropischen Taubenarten die Männchen stets sehr viel auffallender als die oft ganz unscheinbaren Weibchen. Solche auffälligen Farbenunterschiede zwischen beiden Geschlechtern treten uns auch bei Insekten entgegen. Charakteristische Beispiele bieten uns da vor allem die Schmetterlinge. Ich erinnere nur an unsern Aurorafalter (Pieris cardamines L.), dessen Männchen durch prachtvolle orange-

gelbe Flecken ausgezeichnet ist, die das Weibchen entbehrt. Die Schillerfarben der Bläulinge, Schillerfalter, der tropischen Morphinen sind vielfach auf das männliche Geschlecht beschränkt. Schon bei Besprechung der Mimikryerscheinungen haben wir hervorgehoben, daß die Männchen der tropischen Papilioniden sich oft in einer auffälligen Weise von den in besonderer Weise geschützten Weibchen unterscheiden.

Wie schon angedeutet, beschränken sich die auf die Augen wirkenden Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen nicht auf die Färbung. Vielfach zeigt die Körperform der Männchen große Abweichung von derjenigen der Weibchen. Unendlich ist die Fülle der Beispiele hierfür aus der Klasse der Insekten, der Spinnen, der Crustaceen usw. So treten auch bei den Fischen im männlichen Geschlecht eigenartige Fortsätze an den Flossen auf, wie z. B. bei dem Aquarienfisch Mollienisia petenensis an der Rückenflosse, die außerdem noch mit Augenflecken geschmückt ist, oder bei Xiphophorus Helleri, bei welchem der ventrale Rand der Afterflosse in einen langen fadenförmigen Fortsatz ausgezogen ist. Bei sehr vielen Cypriniden, den süßwasserbewohnenden Verwandten unseres Karpfen, entwickeln sich bei den Männchen während der Fortpflanzungszeit in der Haut harte, schwartige Auswüchse, welche nach der Laichzeit wieder verschwinden. So zeigt der Goldfisch weiße Schwielen auf den Kiemendeckeln. Sie sind z. B. bei dem Frauenfisch des Chiemsees (Leucisсus virgo) so mächtig entwickelt, daß der Fisch ganz stachlig aussieht. Bei vielen Fischen finden wir auch sehr erhebliche Größenunterschiede zwischen Männchen und Weibchen; oft sind die Männchen sehr viel größer, das ist vor allen Dingen bei denjenigen Formen der Fall, welche um die Weibchen kämpfen. Ich erwähne da nur die marinen Fische Callionymus lyra (Abb. 378) und Arnoglossus laterna; dagegen sind bei den brutpflegenden Fischen, so den schon öfter erwähnten Aquarienfischen oder dem nordamerikanischen Ganoiden Amia calva die Männchen stets kleiner als die Weibchen. Bei Molchen und Eidechsen sind die Männchen vor den Weibchen oft durch auffällige Kammbildungen, die sich über die Mitte des Rückens und des Schwanzes hinziehen, ausgezeichnet. Sie machen die Tiere ebenso auffällig wie die hornartigen Fortsätze, welche bei den Männchen der Chamäleons vorkommen, und wie sie im ersten Band schon beschrieben worden sind. Bei den Anolis-Arten wird der grellrot sich färbende Kehlsack in der Paarungszeit von den kampflustigen Männchen oft aufgeblasen. Bei Calotes emma, einer malayischen Eidechsenart, nähert sich das Männchen dem Weibchen in der Paarungszeit an einem exponierten Ort, z. B. auf einem Bananenblatt mit hochaufgerichtetem Vorderteil, wobei auf den Kehltaschen, die stark aufgeblasen sind, je ein dunkler Fleck auf dem gelbrötlichen Grund sich stark abhebt.

Daß die ganze äußere Erscheinung der Vogelmännchen durch besondere Federbildungen oft sehr stark von derjenigen der Weibchen abweicht, ist ja eine bekannte Tatsache. Es handelt sich da bald um Federn, deren ganze Fahne bis auf eine kurze spachtelförmige Scheibe am Ende reduziert ist, bald um halb oder ganz dunenmäßig entwickelte Federn, bald um solche, deren Fahne eine auffallende Größe oder einen eigenartigen Umriß besitzt. Indem derartige Federn entweder vereinzelt auftreten oder in Gruppen an bestimmten Stellen des Körpers sitzen, machen sie den Umriß des Männchens oft von dem des Weibchens sehr abweichend. Da solche Schmuckfedern außerdem noch die auffallendsten Farben tragen können, und da sie ferner unabhängig von dem übrigen Gefieder aufgerichtet oder in besondere Stellungen gebracht werden können, so verleihen sie oft den Männchen ein bizarres Aussehen. Ich erinnere nur an die Sichelfeder der Hähne, an die Federschöpfe der Kakadus und Wiedehopfe, an die Schwanzfedern der Fasanen, an die zarten Federbüschel der Paradiesvögel oder die eigentümlichen Spachtelfedern, wie sie bei manchen der



Abb. 379. Glanzhuhn (Ceriornis Temminckii) in Balzstellung mit ausgebreitetem Kragen und aufgerichteten Hörnern.

letzteren, z. B. Parotia sexpennis, und den großen Königsfischern der Tropen vorkommen, an das Schwanzrad der Pfauen und die großen Flügelfedern der Argusfasanen. Das absonderliche Aussehen der Vogelmännchen wird vielfach noch stark erhöht durch das Vorkommen von nackten Hautstellen, Hautlappen und sonstigen Fortsätzen, welche zum Teil aufgeblasen oder durch Schwellwirkung aufgerichtet werden können. Dahin gehören die Kämme und Bärte der Hähne und Truthähne, die merkwürdigen Hörner der Glanzhühner (Ceriornis) (Abb. 379), die aufrichtbare Kopfhaube des Glockenvogels. Solche nackte Hautstellen, die zum Teil sehr grell gefärbt sind, kommen auch bei Säugetieren vor, so bei Affen, insbesondere in der Familie der Paviane. Da sehen wir vielfach nicht nur große Teile des Gesichtes, sondern insbesondere auch die Umgebung des Afters und der Geschlechtsteile grellrosenrot gefärbt. Bei Drill und Mandrill treten an den gleichen Stellen äußerst auffällige blaue und schwarze Streifen auf. Auch die Mähnen, wie sie z. B. bei den Löwen und anderen Säugetieren vorkommen, sind Auszeichnungen, welche dem männlichen Geschlecht eigentümlich sind. Bärte und Haarschöpfe geben den Köpfen männlicher Affen, besonders Cercopithecus-Arten, einen sehr bizarren Umriß.

Ähnlich wie Färbung und besondere Formen so wirkt auch die Lichtproduktion auf den Gesichtssinn. Bei einer ganzen Reihe von Tieren spielt die Leuchtfähigkeit eine Rolle im Geschlechtsleben. Wir kennen Leuchtfähigkeit bei einer großen Zahl von Meerestieren und bei einigen Insekten. Bei den ersteren werden wir sie erst später in dem Kapitel über die Bedeutung des Lichtes für die Tiere behandeln, da der Zusammenhang mit dem Geschlechtsleben bei der Mehrzahl von ihnen ein hypothetischer ist. Bei den Insekten ist er aber so klar, daß wir von ihnen hier sprechen wollen. Die Leuchtinsekten sind Käfer aus der Familie der Lampyriden. Schon unsere einheimischen Vertreter — in Europa gibt es sechs Gattungen — können mit ihrem phosphoreszierenden Licht einen eigentümlichen Zauber in eine nächtliche Sommerlandschaft bringen. Wie wunderbar ist erst der Reiz, der von ihren größeren tropischen Verwandten ausgeht. Ich erinnere mich in Ceylon und in Mexiko Leuchtkäfer beobachtet zu haben, deren Licht so strahlend war, daß man, wenn sie vor dem Nachthimmel flogen, oft nicht unterscheiden konnte, ob man Sterne oder das Licht der Tiere vor sich habe. Die Leuchtkäfer sind Nachttiere, welche frühestens in der Dämmerung hervorkommen und tagsüber zwischen Kräutern und Pflanzenwurzeln am Boden verborgen sind. Während bei

vielen Arten wie bei den meisten Insekten Männchen und Weibchen sich nicht sehr wesentlich voneinander unterscheiden, sind bei andern, so bei unserer einheimischen Art Lampyris noctiluca, die Weibchen von larvenähnlichem Körperbau und entbehren beider Flügelpaare. Es ist aber ihr Leuchtapparat, der sich an der Bauchseite der letzten Abdominalringe befindet, viel kräftiger als derjenige der Männchen. Bei den Arten der Gattung Luciola, welche in den Mittelmeerländern häufig sind, haben beide Geschlechter wohl ausgebildete Flügel und einen gleich starken Leuchtapparat.

Bei einem Vertreter der letzteren Gattung, Luciola italica, hat der vorzügliche Biologe Emery Versuche angestellt, welche deutlich beweisen, daß das Licht der Weibchen zur Anlockung des Männchens dient. Er brachte einige Weibchen in festverschlossenen Glasröhren und andere in porösen Pappkästchen unter und stellte sie ins Freie in einer Gegend, in welcher Leuchtkäfer herumflogen. Die Tiere in den Pappkästchen blieben vollkommen unbeachtet, ein Zeichen, daß nicht etwa ein Geruch die Männchen zum Weibchen lockt. Als aber ein Männchen in einigem Abstand über einer Glasröhre dahinflog, entsandte sofort das in jener eingeschlossene Weibchen eine Reihe von Blitzen, welche alsbald von dem Männchen wahrgenommen sein mußten; denn es ließ sich in der Nähe des Röhrchens im Grase nieder, und die beiden Tiere begannen nun ein Wechselspiel von Lichtblitzen, welches geradezu an einen lebhaft funktionierenden Heliographen erinnerte. Als das Männchen ganz in die Nähe der Glasröhre gekommen war, hörte das Weibchen auf zu leuchten, begann aber sofort wieder mit dem Spiel seiner Blitze, als ein anderes Männchen in der Nähe seines Gefängnisses vorbeiflog, um welches sich bald eine ganze Schar von rivalisierenden Männchen angesammelt hatte.

Alle die Besonderheiten der Männchen, welche geeignet sind, auf die Sinnesorgane der Weibchen einzuwirken, lernen wir erst dann richtig beurteilen, wenn wir das Benehmen der Tiere während der Paarungszeit beobachten. Da sehen wir vielfach die Männchen eigenartige Bewegungen ausführen, bei denen eine Einwirkung auf die Sinnesorgane der Weibchen erfolgen muß. Vielfach werden dabei die verschiedenen vorher geschilderten Eigenschaften und Fähigkeiten der Männchen bei merkwürdigen Bewegungen in eine Kombination gebracht, welche eine komplizierte Handlung des Tieres darstellt, deren Beziehung zum Geschlechtsleben unverkennbar ist. Wir nennen diese eigentümlichen Bewegungen der Männchen „Werbebewegungen“, weil sie jeweils der Paarung vorausgehen, und weil wir annehmen, daß sie notwendig sind, um die Paarung herbeizuführen. So sehen wir gerade die mit auffallenden Schmuckfarben versehenen Schmetterlinge, z. B. viele Weißlinge, die Schillerfalter, Papilioniden, Morphinen, sich vor der Paarung im Fluge in eigenartiger Weise umgaukeln. Dabei nehmen jeweils die Männchen solche Stellungen ein, daß der von ihrer Färbung ausgehende Reiz notwendig auf die Augen der Weibchen einwirken muß.

Diejenigen unter den wirbellosen Tieren, welche die interessantesten und merkwürdigsten Werbehandlungen zeigen, sind wohl die Spinnen. Speziell bei den Attiden oder Springspinnen führen die Männchen vor den Weibchen die bizarrsten Bewegungen aus, die man geradezu mit Tänzen vergleichen kann (vgl. Bd. I S. 488 und weiter unten S. 510).

Besonders interessant sind die Erscheinungen, welche der Paarung vorausgehen, bei den Vögeln. Wir sehen da vielfach Vorgänge, welche den Eindruck machen, als ob eine regelrechte Wahl des Ehegatten vorkomme, und zwar ist in der Regel das Weibchen der scheinbar wählende, das Männchen der werbende Teil. Wir wollen nun im folgenden zu-

nächst diejenigen Handlungen der Männchen bei den Vögeln betrachten, welche, wie man annimmt, zum Zwecke der Werbung ausgeführt werden. Alle diese Werbungshandlungen haben einen merkwürdig krampfhaften Charakter und erfolgen stets in einer fast schematischen Weise. Sie bestehen aus seltsamen Bewegungen und Haltungen der Tiere, die gewöhnlich in Gegenwart des anderen Geschlechts gezeigt werden. Vielfach handelt es sich sogar um eine Reihe von aufeinanderfolgenden Bewegungen, die zuweilen sogar den Charakter eines Tanzes besitzen können. Gar nicht selten versammeln sich die Männchen der betreffenden Art zu diesen Werbungshandlungen in größerer Anzahl. Dabei kommt es oft dazu, daß Kämpfe zwischen den Männchen ausbrechen, und man hat direkt das Schauspiel von eifersüchtigen Nebenbuhlern, die um die Weibchen streiten, vor sich. Um die Rivalen herbeizurufen und um die Weibchen in die Nähe des Kampfplatzes zu locken, sind die Tiere, wie wir gesehen haben, häufig mit besonderen Stimmitteln ausgestattet. So wirken oft alle möglichen Fähigkeiten zum Zustandekommen sehr komplizierter Balzhandlungen zusammen.

Wenden wir uns zunächst zu den sogenannten Balzstellungen und Balzbewegungen, so können wir als Beispiel gleich einen unserer gewöhnlichsten Vögel anführen, den gemeinen Sperling, der wie sehr viele Singvögel charakteristische Balzbewegungen ausführt. Es ist ein äußerst possierlicher Anblick, dieses Tier beim Balzen zu beobachten. Auf den Straßen und Plätzen der Stadt, in den Anlagen sieht man schon frühzeitig im Lenz die Männchen in einer merkwürdigen Stellung um die Weibchen herumhüpfen. Sie halten dabei den Kopf gesenkt, die Flügel nach vorn und unten gespreizt, den Schwanz gehoben, die Beine steif und springen dabei herum, indem sie ein krampfhaftes Gezwitscher ausstoßen. Ich glaube, nicht viele Stadtbewohner achten auf dies reizvolle Schauspiel, und wenn wir sie an ein ihnen bekannteres Beispiel von Balzstellung erinnern wollen, so müssen wir dazu die eigentümlichen Gewohnheiten des männlichen Pfaus wählen. Der Pfauhahn zeichnet sich ja bekanntlich vor der Henne durch sein prachtvolles, metallglänzendes Gefieder aus, dessen auffallendste Eigentümlichkeit in den stark verlängerten, mit Augenflecken versehenen Schwanzfedern besteht. Diese können aufgerichtet werden und bilden dann das Rad. Der Pfau schlägt sein Rad in Anwesenheit des Weibchens und geht dabei in krampfhafter Haltung vor- und rückwärts, indem er seine Vorderfront dem Weibchen zukehrt; dabei rüttelt er in einer merkwürdig krampfhaften Weise mit seinen Federn, so daß ein Geräusch entsteht, welches fast wie das Rasseln von Regentropfen auf einem Blätterdach klingt. Dazwischen stößt er von Zeit zu Zeit einen lauten Schrei aus. Es ist sehr interessant, bei diesen Balzhandlungen des Hahnes die vollkommene Apathie der Henne zu beobachten, welche sich vor ihm hin und her bewegt und von Zeit zu Zeit ein Korn vom Boden aufpickt, ohne sich scheinbar um das Männchen zu kümmern. Das Charakteristische beim balzenden Pfau ist die Entfaltung der vollen Pracht seines Gefieders. Das gleiche finden wir bei vielen anderen Vögeln. Sehr häufig sind bei den Männchen Schmuckfedern und sonstige Auszeichnungen bei der gewöhnlichen Haltung des Körpers diesem angeschmiegt oder sonstwie verborgen; beim Balzen werden die Federbüschel aufgerichtet und entfaltet, Hautlappen kommen zur Ausbreitung, die man sonst nicht sieht usw.

Das ist z. B. bei den verschiedenen Arten der Kolibris und Paradiesvögel der Fall. Bei diesen Familien sind die Männchen auffallend prächtig gefärbt und durch Gruppen von Schmuckfedern an Kopf, Brust, Schultern, Schwanz usw. den Weibchen gegenüber ausgezeichnet. In der Balzstellung werden die Schmuckfedern gespreizt und die dabei besonders auffallende Seite des Tieres dem Weibchen zugekehrt. Vor einigen Jahren konnte man im



Abb. 380. Männchen des gewöhnlichen Paradiesvogels (Paradisea minor) in Balzstellung. Verkl. 1/4.

Zoologischen Garten in Berlin ein Exemplar des großen Paradiesvogels (Paradisea apoda) beobachten, der gar nicht selten, obwohl er ohne Weibchen war, die Balzstellung einnahm. Dabei beugte er sich stark nach vorn, hielt den Kopf geneigt und die Flügel nach vorn ausgespreizt; hinter den Flügeln erhoben sich die sonst zusammengeklappten beiderseitigen Büschel heller, zerschlissener Schmuckfedern und ergossen sich von vorn nach hinten wie eine blendende Kaskade über den ganzen Körper des Tieres (Abb. 380). In dieser Stellung führte das Tier eigentümliche, wippende Verbeugungen aus, wie sie überhaupt für viele balzende Vögel charakteristisch sind. So kommen sie bei vielen Tauben vor, auch bei der schönen papuasischen Kronentaube (Goora coronata Flem.), ferner sind sie für die Kakadus charakteristisch. Welche Verschiedenheiten der Balzstellungen müssen bei den vielgestaltigen Paradiesvögeln sich beobachten lassen! Wir können dies aus der Art ihres Federkleides erschließen, welches sich bald von vorn, bald von der Seite, bald gar, wie beim Rudolfsparadiesvogel (Paradisea rudolphi A. M.) von der Rückfront des Tieres in der höchsten Pracht darstellt.

Zu den Vögeln mit sehr eigenartigen Balzsitten gehört auch der Argusfasan. Es ist dies ein sehr großer, schöner Vogel, der in Sumatra und Malakka die großen Waldgebiete bewohnt. Er lebt da einsam, beide Geschlechter in der Regel voneinander getrennt. Zur Paarungszeit richtet sich das Männchen eine „Tenne" her, einen Balz- oder Tanzplatz, der

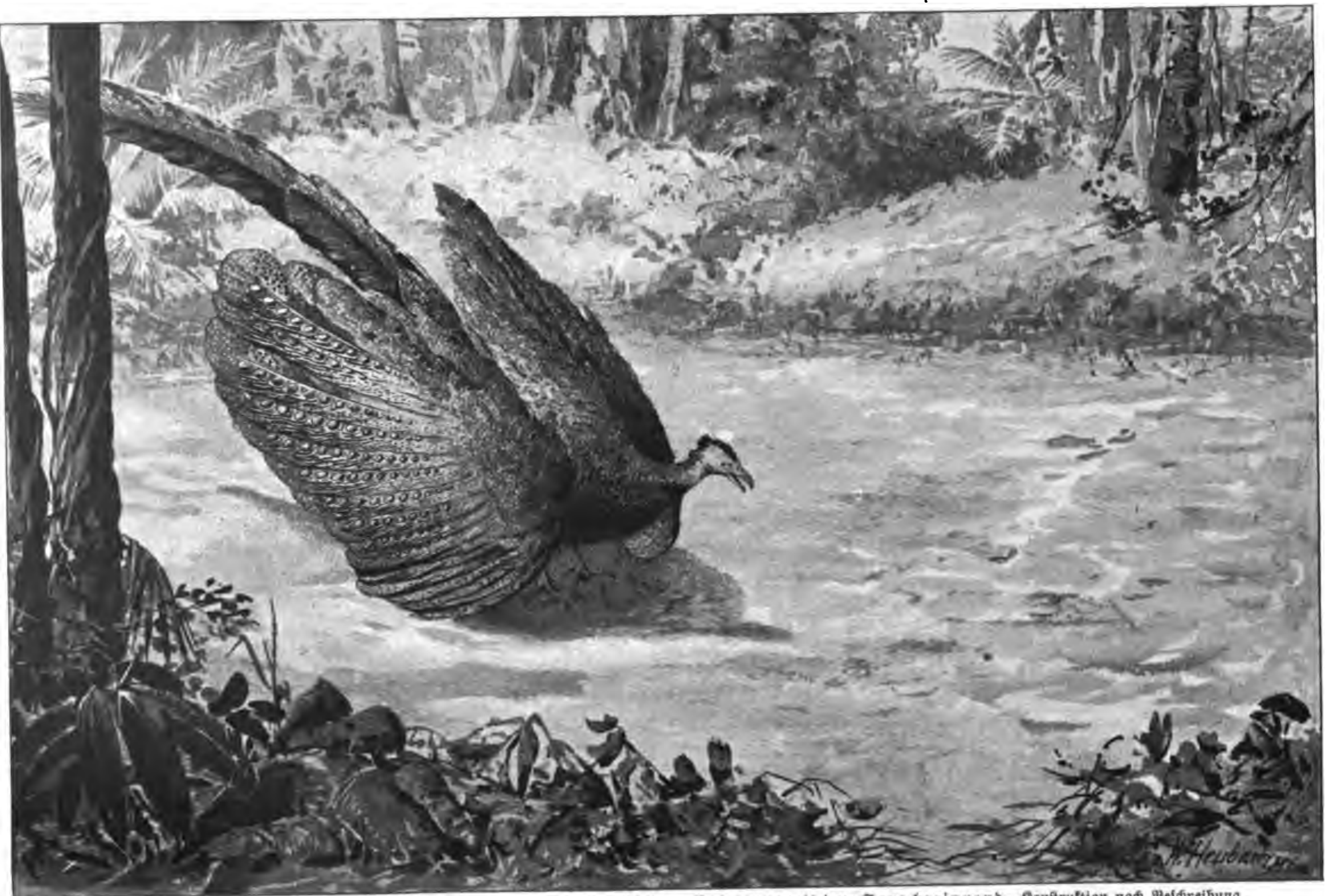


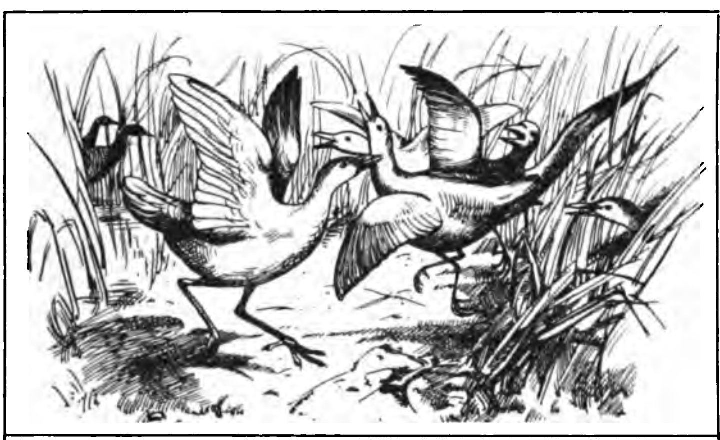
Abb. 381. Männlicher Argusfasan (Argusianus argus L.) auf seiner Balztenne mit dem Tanz beginnend. Konstruktion nach Beschreibung.

im dichten Gebüsch gelegen ist; dort reinigt es den Boden aufs sorgfältigste von allen dürren Blättern und Ästchen, von Gras und Kräutern und trampelt die Erde fest zusammen. Auf diesem Raum von sechs bis acht Quadratmetern bringt der Vogel viele Tage zu, indem er in kurzen Intervallen seinen eigenartigen Ruf ausstößt. Durch diesen wird das Weibchen herbeigelockt. Sobald es die Tenne betritt, beginnt das Männchen mit eigenartigen Bewegungen vor ihm herumzutanzen; dabei nimmt es ganz unwahrscheinliche, bizarre Stellungen ein, welche die Schönheit seines Gefieders allerdings zur höchsten Geltung gelangen lassen.

Abb. 381 zeigt das Männchen auf seiner Tenne in Erwartung des Weibchens, die Umrißzeichnung (Abb. 382) die Stellung, die es auf der Höhe der Erregung einnimmt. Beim Argusfasan sind nämlich, und zwar nur im männlichen Geschlecht, die Schwungfedern zweiter Ordnung gewaltig groß und breit. Jede Feder ist mit einer Reihe von 20 bis 23 Augenflecken geziert, deren jeder über 2 1/2 cm Durchmesser hat. Wenn der Vogel seine Federn aufrichtet, so sehen diese Flecken aus wie große perlenglänzende Kugeln in einem dunkeln Napf. Rings um sie breitet sich eine tief samtbraune Fläche mit eigenartigen Strichen und Flecken aus, ein Anblick, der für unser Auge vom höchsten Reiz ist. Diesen Anblick sucht der Argusfasan in der Erregung seinem Weibchen vor die Augen zu halten. Er schlägt mit seinen Flügeln ein großes Rad, ähnlich dem des Pfaues. Doch sind die Schwanzfedern an dessen Gestaltung unbeteiligt; auch hat das ganze Gebilde mehr die Form eines Trichters, und der Kopf ist zur Seite gebogen hinter ihm verborgen. Da, wo das Trichterrad am Hinterrand am tiefsten ausgeschnitten ist, ragen hinter ihm die aufgerichteten Federn des Schwanzes wie ein Signal empor. Wenn das Männchen das Weibchen, vor dem es paradiert, sehen will, muß es seinen Kopf zwischen zwei Federn des Trichterrades hindurchstecken. Und das tut es auch, wie beobachtet worden ist und wie man daraus entnehmen kann, daß an den Bälgen von männlichen Argusfasanen fast stets zwei aneinanderstoßende Schwungfedern an einer Stelle sehr abgerieben sind.



Abb. 382. Argusfasan in seiner typischen Balzstellung. Nach Darwin.


Abb. 383. Der Tanz der Ypecaha-Rallen (Aramides ypacaha (Vieill.)). Nach Hudson.

Sehr wertvolle Angaben über das Balzen bei dem Felsenhuhn (Rupicola aurantia [Cuv.]), jenem hühnergroßen, orangeroten Vogel mit seinem eigentümlichen, haubenartigen Federschopf, hat R. Schomburgk gemacht. Er hat ihn in den Gebirgen an der Grenze von Britisch Guyana und Brasilien beobachtet. Im dichten Urwald erheben sich dort eigenartige, glatte, vegetationslose Granitkuppen; in deren Nähe lebt die Rupicola. Schomburgk schreibt über sie folgendes: „So glänzend das Gefieder des Männchens ist, um so bescheidener ist das des Weibchens. Doch auch das des Männchens erhält sein orangenes Festkleid erst im dritten Jahr. Eine auffallende Erscheinung ist es, daß die Rupicola sorgfältig die Gesellschaft und Gemeinschaft aller übrigen Vögel meidet und stets nur allein auf den Felsenhöhen angetroffen wird. Ihr Nest baut sie in die Spalten und Vertiefungen der Felsen und scheint es mehrere Jahre hintereinander zu benutzen und bei jeder Brütezeit nur durch einige Wurzelfasern auszubessern; außerhalb bekleben sie es mit Schmutz." Der Schrei der Felsenhühner gleicht dem einer jungen Katze.

Durch die Indianer von einer Versammlung von Felsenhühnern benachrichtigt, schlich sich Schomburgk durch das Gebüsch, bis er an einer Stelle das glänzende, orangene Gefieder der Rupicola durch die Zweige leuchten sah. Dort wurde er, wie er sagt, Zeuge eines der interessantesten Schauspiele:

„Eine ganze Gesellschaft jener herrlichen Vögel hielt eben auf der glatten und platten Oberfläche eines gewaltigen Felsblockes ihren Tanz, und mit inniger Freude sah ich meinen lang gehegten Wunsch so unerwartet erfüllt. Auf dem den Block umgebenden Gebüsch saßen offenbar einige zwanzig bewundernde Zuschauer, Männchen und Weibchen, während die ebene Platte des Blockes von einem der Männchen unter den sonderbarsten Pas und Bewegungen nach allen Seiten hin überschritten wurde. Bald breitete der neckische Vogel seine Flügel halb aus, warf dabei den Kopf nach allen Seiten hin, kratzte mit den Flügeln den harten Stein, hüpfte mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit immer von einem Punkte aus in die Höhe, um bald darauf mit seinem Schwanz ein Rad zu schlagen und in stolzierenden, koketten Schritten wieder auf der Platte herumzuschreiten, bis er endlich ermüdet zu sein schien, einen von der gewöhnlichen Stimme abweichenden Ton ausstieß, auf den nächsten Zweig flog und ein anderes Männchen seine Stelle einnahm, das ebenfalls seine Tanzfertigkeit und Grazie zeigte, um ermüdet nach einiger Zeit einem neuen Kombattanten Platz zu machen."

Schon bei den verschiedenen besprochenen Arten sind die Balzbewegungen mit einem Tanz vergleichbar. Das ist bei einigen Vogelarten in noch höherem Maß der Fall. Bei den Kranichen (Gruidae) z. B. beteiligen sich Männchen und Weibchen an diesen Tänzen. Unser gewöhnlicher Kranich, dessen Bewegungen ohnehin so graziös sind, bietet bei diesen

Tänzen ein reizvolles Bild dar. Er hüpft in die Höhe, verneigt sich, breitet die Flügel aus, bewegt sich mit wippenden Schritten vorwärts und rückwärts. Ähnliches wird vom Pfauenkranich berichtet (Grus pavonina), der überhaupt zu jeder Zeit gern Tanzbewegungen ausführt. Bei der Siriema (Dicholophus cristatus), einer Verwandten, sind die Tänze mit nicht sehr ernsthaften Kämpfen verbunden, welche meist mit der Vertreibung eines Männchens enden.

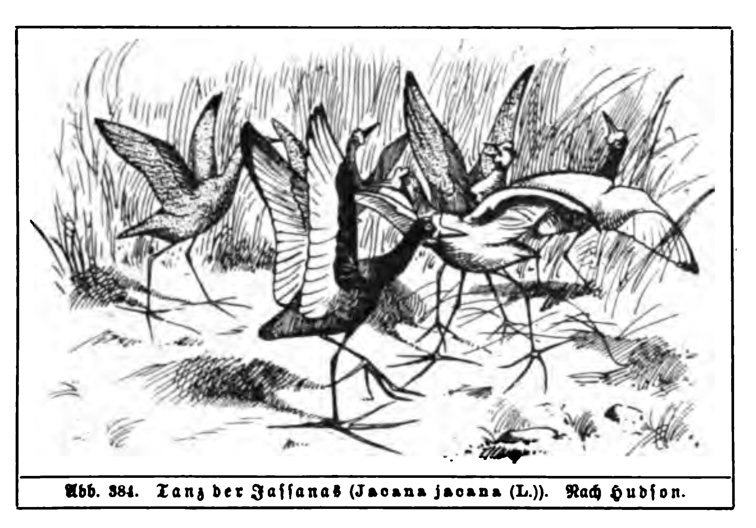


Abb. 384. Tanz der Jassanas (Jacana jacana (L.)). Nach Hudson.

Genaue Schilderungen von Tänzen bei Vögeln hat Hudson in seinem ausgezeichneten Buch über La Plata gegeben. So haben die Ypecaha-Rallen (Aramides ypacaha (Vieill.)) Versammlungsplätze im Röhricht, glatte Stellen am und etwas über dem Wasser. Durch Rufe verständigen sich die Tiere und kommen nun von allen Seiten zusammen, bis 12—20 angesammelt sind, die unter lauten, klagenden Schreien über den Platz hin und her tänzeln, mit den ausgebreiteten Flügeln wippend, den langen Schnabel weit geöffnet und senkrecht erhoben (Abb. 383). Solch ein Tanz dauert drei bis fünf Minuten. Ähnliche Tänze führen die Jassanas (Jacana jacana (L.)) aus (Abb. 384); bei den beiden genannten Arten sind wie bei den Kranichen beide Geschlechter an den Tänzen beteiligt. Sehr merkwürdig sind die Tänze eines argentinischen sporenflügligen Kiebitzes (Belonopterus cayennensis grisescens Pražák), die ebenfalls Hudson beschreibt. Diese Vögel leben paarweise; nun kann man oft einen Kiebitz sich in die Luft schwingen und zu einem Pärchen hinfliegen sehen, gleichsam um dem Pärchen einen Besuch zu machen. Letzteres geht ihm entgegen, stellt sich hinter ihn, und zusammen marschieren sie in strammem Schritt vorwärts, indem sie rhythmisch mit ihren Bewegungen trommelähnliche Töne ganz gleichmäßig von sich geben. Der Besucher stößt in regelmäßigen Abständen laute, einzelne Töne aus. Plötzlich halten sie ein; der vordere Kiebitz hebt die Flügel hoch und steht unbeweglich, immer noch schreiend; die beiden anderen stramm aufgerichtet, mit aufgepluderten Federn, verbeugen sich tief, bis ihre Schnäbel den Boden berühren, und in dieser Stellung lassen sie ihre Stimmen in ein ersterbendes Gemurmel übergehen (Abb. 385). Dann ist die Vorstellung vorbei, und der Besucher fliegt heim zu seinem Genossen. Hudson ist der Meinung, daß dieser Tanz mit dem Geschlechtsleben nichts zu tun habe, da er ihn während des ganzen Jahres beobachtet. Ich glaube doch irgendeine Beziehung zur geschlechtlichen Erregung vermuten zu sollen.

Das sind die Tänze bodenbewohnender Vögel; die guten Flieger führen ihre Tänze in der Luft aus, so Falken, Geier, Schwalben, Ziegenmelker, Störche, Ibisse, Möven, wenn sie in graziösen Kreisen, Spiralen und allen möglichen Figuren das Element durchsegeln, das sie beherrschen.

Bei nicht wenigen Arten vereinigen sich die verschiedensten Fähigkeiten zu Künsten, welche die Tiere in der Fortpflanzungszeit ausüben: Stimme, Bewegungen, Entfaltung von be-

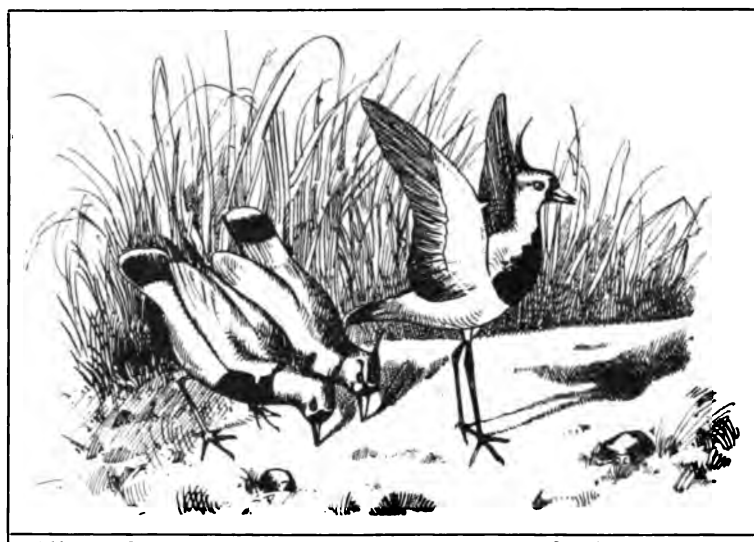


Abb. 385. Tanz des argentinischen sporenflügeligen Kiebitzes (Belonopterus cayennensis grisescens Prazák). Nach Hudson.

sonderen Auszeichnungen usw. kombinieren sich dann zu oft sehr merkwürdigen Resultaten. Wir hatten schon zu erwähnen, daß bei den Balzbewegungen mancher Arten Töne gleichzeitig ausgestoßen werden. Umgekehrt können wir auch sagen, viele Vögel begleiten ihren Gesang durch allerhand eigenartige Bewegungen.

So fliegen viele Steppen-, Heide- und Wiesenvögel in der Fortpflanzungszeit unter Gesang in die Luft, wobei sie vielfach eigentümliche Flatterbewegungen ausführen. Beispiele hierfür sind unsere Pieper(Anthus-)arten, der Steinschmätzer (Saxicola oenanthe) und vor allem die Lerchen. Auch viele Stelzvögel haben die Gewohnheit, beim Fliegen ihren Balzgesang ertönen zu lassen. Die Form der Flüge, welche die Männchen von Regenpfeifern, Schnepfen, Flußuferläufern, Wasserläufern usw. ausführen, weist direkt darauf hin, daß die eigenartigen Bewegungen von dem am Boden sitzenden Weibchen gesehen werden sollen. Bei den Bekassinen haben diese „Schauflüge" eine eigenartige Veränderung erfahren. Während die kleine Bekassine (Gallinago gallinula) bei ihrem seltsamen Flatterflug einen eintönigen Paarungsruf erschallen läßt, vermissen wir einen solchen bei der mittleren Bekassine (Gallinago media). Statt dessen erzeugt deren Männchen einen merkwürdigen meckernden Laut, indem bei den Sturzflügen die Luft durch die abgespreizten, seitlichen Steuerfedern des Schwanzes streicht, wobei die Flügel helfen, den Ton zu modifizieren. Viele exotische Vögel haben einzelne eigenartig ausgebildete Flügelfedern, welche wohl zur Erzeugung ähnlicher Schnurr- und Surrlaute dienen.

Diesen sog. „Singflügen" stellt Häcker die „Reigenflüge" der Raubvögel gegenüber. Sie werden schweigend ausgeführt, indem meist ein Paar in großen, schönen Linien hoch durch die Lüfte sich wiegt. Solches beobachtet man beim Steinadler (Aquila chrysaëtus), beim schwarzen Milan (Milvus ater), während bei der Rohrweihe das Männchen allein vor dem Weibchen Flugkünste ausführt.

Balzstellungen, Balzflüge, Singflüge, Reigen, Tänze können sich in eigenartiger Weise miteinander und mit anderen eigentümlichen Gewohnheiten der Vögel zu oft sehr komplizierten Balzhandlungen kombinieren. Wir wollen jetzt zunächst etwas ausführlicher die sehr bemerkenswerten Balzhandlungen der australischen Laubenvögel beschreiben, um im Anschluß daran die Kämpfe und Scheinkämpfe der Männchen bei den Vögeln im Zusammenhang mit entsprechenden Erscheinungen bei den übrigen Gruppen des Tierreichs zu erörtern.

In Australien und Neuguinea kommen einige Gattungen mit zahlreichen Arten von Vögeln vor, deren Werbegewohnheiten ganz besonders merkwürdig sind und eine eingehendere Besprechung verdienen. Es sind dies die Laubenvögel, welche in die Gattungen

Chlamydodera, Scenopoeetes, Amblyornis, Ptilonorhynchus u. a. gehören; bei fast allen Arten hat man Paarungsgewohnheiten, Nestbau usw. schon genauer studiert und gefunden, daß die einzelnen Formen nicht unerheblich voneinander in ihren Sitten abweichen.

Bei allen aber findet sich übereinstimmend die Gewohnheit, außer dem Brutnest noch andere Bauten zu errichten und dieselben in eigenartiger Weise zu schmücken. Es sind dies die sogenannten Lauben, Tanzhäuschen oder Paarungstempelchen, welche die Tiere errichten, um hier unter mannigfachen Pantomimen um einander zu werben. Der Bau der Lauben geht der Begattung oft lange voraus; an ihm beteiligen sich beide Geschlechter, allerdings vorwiegend die Männchen, wobei nach den Arten ganz verschiedene Kombinationen des Zusammenarbeitens vorkommen.

Wir wollen zunächst eine Form aus Nordqueensland ins Auge fassen, deren Lebensgewohnheiten erst neuerdings genauer untersucht worden und deren Bauwerke noch recht primitiv sind. Es ist dies der sägeschnäblige Laubenvogel (Scenopoeetes dentirostris Rams.), welcher in den dichten Urwäldern von Nordaustralien ein häufiger Vogel ist. Der Vogel reinigt Plätze unter hohen Bäumen sorgfältig von allen dürren Blättern und putzt den Boden ganz blank und sauber. Darauf errichtet er eine ganz primitive Laube, indem er einige Ranken der Kletterpalme (Calamus australis), die man in Australien wegen ihrer scharfen Widerhaken als Advokatenwinde bezeichnet, im Bogen über den Platz spannt. Dann schmückt er den Platz, wozu er oft von weither schöne Baumblätter herholt. Als Jackson seine Beobachtungen machte, fand er auf den Spielplätzen des Vogels fast stets die Blätter von Litsea dealbata. Es sind dies Blätter, deren Unterseite schön silberweiß glänzt. Stets legt der Vogel die Blätter, deren sich ein Dutzend bis 35 oder mehr finden, schön in gleichmäßigen Abständen auf den Boden, und zwar immer mit der schimmernden Unterseite nach oben. Da er aber auch andere



Abb. 386. Spielplatz des sägezähnigen Laubenvogels (Scenopoeetes dentirostris Rams.) bedeckt mit den Blättern von Litsea dealbata. Links Futterstein mit den Trümmern von Schneckenschalen (Helix). Queensland. Nach Jackson.

Blätter gelegentlich in der gleichen Weise auf den Boden legt, ist dies wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß die Blätter durch diese Lage verhindert werden sich zu rollen.

Jeden Tag, früh morgens, nach Sonnenaufgang zwischen 5 und 6 Uhr, kommt der Vogel zu seinem Spielplatz, fegt zuerst die dürren Blätter vom Tage vorher auf die Seite und fliegt nun aus, um neue Blätter zu holen. Deren oft sehr dicke, feste, fleischige Stiele vermag er mit seinem gezähnten Schnabel durchzusägen.

Ist der Spielplatz in Ordnung gebracht, so setzt sich der Vogel auf einen Baumast oberhalb desselben und beginnt nun mit einem seltsamen Gesang. Der sägezähnige Laubenvogel gehört zu den geschicktesten Tierstimmennachahmern, die es gibt. Er imitiert die Stimmen all der andern Vögel, die um ihn herum im Busch leben, der Eisvögel und Bienenfresser, der Fliegenschnäpper und Kuckucke usw. Ja, er schnarrt wie eine Heuschrecke, quakt wie ein Frosch und ahmt besonders virtuos das Rasseln einer großen, von einem Vogel gefangenen Zikade nach. Immer wieder glaubte Jackson die Zikade im Schnabel des Vogels noch entdecken zu müssen, bis er sich schließlich mit aller Sicherheit davon überzeugte, daß doch auch in diesem Fall Tonnachahmung vorlag.

Von Zeit zu Zeit hüpft der Vogel von seinem Ast oder seiner Ranke herunter, ordnet die Blätter auf dem Spielplatz, dreht diejenigen, die der Wind umgedreht hat, wieder auf die richtige Seite und kehrt dann auf seinen Sitz zurück. Das geht stundenlang so fort, und am Nachmittag ist der Vogel wieder stundenlang am selben Orte. Sonst findet man ihn immer nur am Boden und in der Nähe des Bodens.

In den Wochen, welche der Brutzeit vorausgingen, konnte man so die Vögel stets an ihren Spielplätzen antreffen, und zwar stets einen Vogel allein, immer waren sie beim Spielplatz anwesend, und immerfort sangen sie ihr seltsames Lied.

Es bauen nämlich bei dieser Art Männchen und Weibchen sich jedes seinen Spielplatz und jedes seine primitive Laube, wenn die Deutungen Jacksons richtig sind, welcher auf einem Spielplatz stets nur einen Vogel fand und, als er an zwei nahe beieinander gelegenen Spielplätzen die Vögel abschoß, durch Sektion feststellte, daß es in voller Ovarialentwicklung befindliche Weibchen waren.

Nach Wochen geduldiger Beobachtung, nachdem die Aufführungen an den Spielplätzen schon von Anfang Oktober an verfolgt worden waren, zeigte sich im November eine Änderung im Benehmen der Vögel. Die Paare hatten sich gefunden, man sah sie nun hoch in den Bäumen, auf Ästen sitzen, und dann und wann konnte man die scheuen Vögel schnäbeln sehen. Im Dezember wurden die Nester gefunden, die sehr einfach aus Reisern zusammengeflochten sind und nur zwei Eier enthalten.

Sonst wird meist angegeben, daß ein Männchen und ein Weibchen gemeinsam an einer Laube bauen. Bei den anderen Arten handelt es sich um viel kunstvollere Bauten als beim sägeschnäbeligen Laubenvogel, und zwar lassen sich noch verschiedene Stufen der Vervollkommnung unterscheiden.

Viele Arten, z. B. der Satin-Laubenvogel (Ptilonorhynchus holosericeus Kuhl = P. violaceus (Vielll.)), bauen lange, oft meterlange Galerien aus feinen Ästchen oder Halmen. Diese sind so befestigt, daß sie oben in Form eines Bogenganges zusammenneigen. Diese Laube ist meist mit Blumen und Federn geschmückt. Am Eingang sind ganze Haufen von Schneckenschalen, blanken, von der Sonne gebleichten Tierknochen und kleinen Schädeln und bunten Federn angehäuft.

Ganz ähnlich bauen die Chlamydodera-Arten, von denen in Queensland z. B. Ch. maculata (J. Gd.), nuchalis (Jard. u. Selby), in Westaustralien Ch. guttata (J. Gd.) genauer

beobachtet wurden. Es sind das graubraune unscheinbare Vögel mit einem schön irisierend roten oder violetten Federband im Nacken, welches beim Männchen stärker ausgebildet ist als beim Weibchen, wenigstens bei einigen Arten. In Abb. 389 ist die Laube und der Spielplatz von Ch. nuchalis (Jard. u. Selby) dargestellt, und zwar nach einer Photographie von Jackson. Diese wurde im offenen Waldland aufgenommen, an einer Stelle, an der früher, vor 30 Jahren, bei einem Goldfieber einmal eine bald verlassene Goldgräberansiedelung aus der Erde geschossen war. So erklärt es sich, daß neben der Laube dieser scheuen Vögel auf dem Bild eine leere Konservenbüchse zu sehen ist. Die Laube besteht aus einem Unterbau aus Reisern, aus dem sich der Bogengang der Laube erhebt. Sie stand unter einem wundervoll rot blühenden Gebüsch von Bougainvillea. Man sieht ihre Umgebung mit zahllosen Schneckenschalen geschmückt, außerdem fanden sich die abgepflückten Blumen der Bougainvillea, rote Beeren von Eukalypten und anderen Pflanzen, Knochen, Samen und Früchte, aber auch bunte Läppchen und Glasscherben von verschiedener Farbe, welche die Vögel in den Abfallhaufen der verlassenen Ansiedelung gefunden hatten.



Abb. 387. Der Laubenvogel (Chlamydodera cerviniventris (J. Gd.)) bei seinem Brutnest. Konstruktion.

Durch solche galerieförmigen Lauben treiben sich die Vögel beim Balzspiel gegenseitig hindurch. Auf der Höhe der Erregung ergreift das Männchen mit dem Schnabel eine Blume, eine Feder, ein Blatt oder sonst einen Gegenstand, läuft auf das Weibchen mit gesträubten Federn und zitternden Flügeln los und treibt es von vorn und hinten durch den Laubengang hindurch, bis sie beide müde sind.

Ähnlich ist auch die Laube des westaustralischen gefleckten Laubenvogels (Chlamydodera guttata (J. Gd.)). Da die Reiser (wie auch in Abb. 389 bei Ch. orientalis) in den Unterbau glatt einge-



Abb. 388. Der Laubenvogel (Clamydodera cerviniventris (J. Gd.)) vor seiner Laube balzend. Konstruktion nach Beschreibung.



Abb. 389. Laube und Spielplatz des Queensland-Laubenvogels (Chlamydodera nuchalis (Jard. u. Selby) = orientalis (J. Gd.)). Nach Jackson.

flochten sind, hat man eigentlich den Eindruck eines umgekehrten Bogenganges. Der Unterbau ist so massiv, daß er eine Höhe von 10 cm erreicht. Die Laube selbst wird 40—50 cm hoch. Als Schmuck fand z. B. Whitlock flache Steine, Knochen, Nüsse des Sandelholzbaumes usw. Manchmal fand sich bei der Laube nur ein Pärchen der Laubenvögel, in anderen Fällen gelang es aber dem Beobachter, durch Nachahmung der Stimme eine ganze Anzahl von Männchen und Weibchen (5—7) auf den Spielplatz zu locken. Die meisten setzten sich auf niedere Äste ganz in der Nähe des Bodens. Einer sprang auf den Spielplatz, zwei andere setzten sich ganz nahe über ihn auf Ästchen. Der auf dem Boden sträubte seine Federn und zeigte sein schönes Lilaband im Nacken im schönsten Lichte. Nun begann die Vorstellung. Mit rauhem Geschrei stürzte er in die Mitte des Tanzplatzes und begann da mit einem rötlichen Band zu kämpfen. Dasselbe stellte sich später als ein längst getöteter, gedörrter Tausendfüßler heraus, der jeden Tag die gleiche Rolle in der Komödie zu spielen hatte. Der Vogel, offenbar das älteste und stärkste Männchen der Gesellschaft, marschierte vorwärts und rückwärts, sprang seitwärts, pickte hastig, sprang in die Luft und machte mit gespielter großer Heftigkeit einen Angriff auf einen der nächsten Zuschauer, wahrscheinlich sein Weibchen. Die sämtlichen anderen Laubenvögel schauten unterdessen ängstlich und beharrlich nach dem Beobachter. Nur das Weibchen stieß von Zeit zu Zeit einen rauhen Ton aus, tat aber nicht so, als schenkte es den Bemühungen des Männchens viel Beachtung. Schließlich aber, als das Männchen nach beendeter Vorstellung davonflog, folgte „sie" ihm aufwärts durch die Kronen der Bäume. Auch bei dieser Form wurde festgestellt, daß auf die Spiele in der Laube Paarung, Nestbau und Brutgeschäft je eines Paares folgt.

Der Goldlaubenvogel (Prionodura newtoniana de Vis) und der Gärtner-Laubenvogel (Amblyornis inornatus (Schl.)) bauen vollkommenere Lauben, indem sie unregelmäßig



Auerhahnen



Abb. 389. Laube und [illegible]
([illegible])

flochten sind, hat man eigentlich [illegible]
Unterbau ist so massiv, daß er eine [illegible]
40—50 cm hoch. Als Schmuck fand [illegible]
Sandelholzbaumes usw. Manchmal fand [illegible]
vögel, in anderen Fällen gelang es aber dem [illegible]
eine ganze Anzahl von Männchen und [illegible]
meisten setzten sich auf [illegible]
Spielplatz, zwei andere [illegible]
straubte seine Federn und zeigte [illegible]
begann die Vorstellung. Mit rauhem [illegible]
begann da mit einem rötlichen Band zu [illegible]
getöteter, gedörrter Tausendfüßler heraus [illegible]
zu spielen hatte. Der Vogel, offenbar [illegible]
marschierte vorwärts und rückwärts, sprang [illegible]
machte mit gespielter großer Heftigkeit einen [illegible]
scheinlich sein Weibchen. Die sämtlichen [illegible]
[illegible] beharrlich nach dem Beobachter. [illegible]
[illegible] aus, tat aber nicht so, als [illegible]
[illegible] Schließlich aber, als das Männchen [illegible]
[illegible] durch die Kronen der [illegible]
[illegible] Spiele in der Laube [illegible]
[illegible] Laubenvogel [illegible]
[illegible]



Auerhahnbalz. Nach einem Gemälde von Bruno Liljefors

Reiser in den Boden pflanzen, dieselben aber mit einem Dach überdecken, mit Moos behängen usw. Der letztere errichtet eigentlich eine regelrechte Hütte, indem er Orchideenstämmchen radiär in den Boden steckt, so daß sie in einer Spitze kegelförmig zusammenlaufen. Über dies Gerüst ist Moos gedeckt. Eine Seite des Baues ist offen gelassen, vor dieser Türe ist ein Kissen von frischem Moos aufgehäuft, das mit Blüten und Beeren von lebhaftester Färbung geschmückt ist. Wenn dieser Zierrat welkt, wird er von den Besitzern der Laube durch frische Blüten und Beeren ersetzt. Eine solche Hütte ist rund und hat einen Durchmesser von ungefähr einem Meter, der Moosrasen vor ihr nimmt etwa den doppelten Raum ein. Auch hier dienen Hütte und Garten nur als Balzplatz, und das Nest wird in einiger Entfernung in einen Baum gebaut.

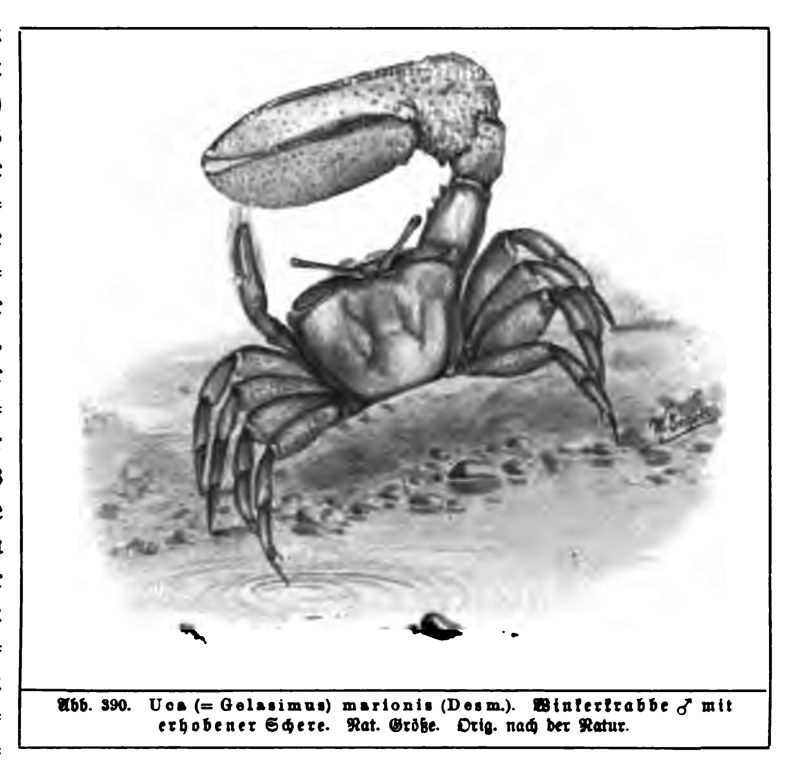


Abb. 390. Uca (= Gelasimus) marionis (Desm.). Winkerkrabbe ♂ mit erhobener Schere. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Ehe wir die Kämpfe der Männchen besprechen, sei kurz auf die „Balzbewegungen" der Säugetiere hingewiesen. Eigentümlich krampfhafte Bewegungen zeichnen auch das geschlechtlich erregte Säugetiermännchen in der Gegenwart des Weibchens aus. Aber nur bei wenigen Arten kommt es zu tanzähnlichen Sprüngen und Bewegungen. Kleine Antilopenarten sind es vor allem, denen solche Eigentümlichkeiten zukommen, so z. B. die Springböcke, welche bei ihren grotesken meterhohen Sprüngen ihre mächtige, schneeweiße Rückenmähne, die sonst in einer Hautfalte verborgen liegt, in überraschender Weise entfalten.

In vielen Tiergruppen, vor allem bei den höheren Tieren, sind Kämpfe der Männchen um die Weibchen sehr verbreitet. Ich wüßte nicht, daß sie bei Tieren vorkommen, die niedriger stehen als die höheren Arthropoden. So begegnen wir ihnen unter den Crustaceen bei Krabben. Sie sind hauptsächlich bei marinen Formen (z. B. Carcinus maenas, Callinectes sapidus usw.) beobachtet worden. Bei den Winker-Krabben (Gelasimus = Uca) sind nach Ortmann die großen, lebhaft gefärbten Scheren der Männchen keine Waffe, sondern ein sexueller Zierrat; durch das Winken mit denselben werden die Weibchen angelockt (vgl. Abb. 390). Unter den Insekten sind es vor allem Käfer, und unter ihnen Lukaniden, bei denen erbitterte Kämpfe zwischen den Männchen beobachtet worden sind, die nicht selten zum Tod des einen Gegners führten. Auch Hymenopterenmännchen kämpfen miteinander, z. B. Grabwespen und solitäre Bienen.

Vor allem begegnen uns aber solche Kämpfe bei Wirbeltieren. Sehr häufig sind sie

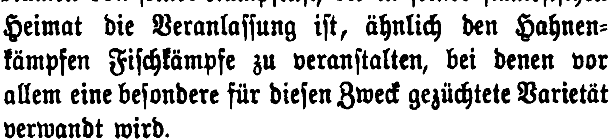


Abb. 391. Sporen beim Spiegelpfau (Polyplectron bicalcaratum). Orig. nach der Natur.

bei Fischen; bei den Salmoniden sind ja vielfach, z. B. bei den Lachsarten (Salmo, Oncorhynchus), die Männchen mit einer hakenförmigen Schnauzenverlängerung (vgl. Bd. I S. 481) während der Laichzeit ausgezeichnet. Die Lachsmännchen beißen und reißen sich oft schwere und tiefe Wunden bei diesen Kämpfen, die gar nicht selten tödlich werden. Bei vielen brutpflegenden Fischen sind die Männchen sehr kampflustig. So sind Kämpfe der Männchen bei den Stichlingen an der Tagesordnung. Bei den Guramis, z. B. Osphromenus olfax (Commers.) (Bd. I Abb. 366 S. 609), sind erbitterte Kämpfe beobachtet worden, bei denen die Männchen in prachtvollen Farben prangen, die sofort verdunkeln, wenn eines sich als besiegt erklären muß. Betta pugnax, der Kampffisch, hat seinen Namen von seiner Kampflust, die in seiner siamesischen Heimat die Veranlassung ist, ähnlich den Hahnenkämpfen Fischkämpfe zu veranstalten, bei denen vor allem eine besondere für diesen Zweck gezüchtete Varietät verwandt wird.

Unter den Amphibien sind mir keine kämpfenden Formen bekannt, wenn auch die Männchen der Frösche und Kröten beim Wettbewerb um ein Weibchen sich oft stoßen und raufen, bei den Reptilien jedoch sind sie häufiger vertreten. Es kämpfen z. B. die Männchen von Krokodilen, manchen Schildkröten, von Eidechsen aus den Gattungen Draco, Anolis, Iguana, Chamaeleo. Bei Anolis cristatellus verbeißen sich die wütenden, kämpfenden Männchen, und dem unterliegenden Kämpfer bricht meist der Schwanz ab, den der Sieger dann auffrißt. Auch Calotes-Arten, z. B. Calotes emma von der Malayischen Halbinsel kämpfen nach Gadow aufs heftigste und ändern dabei ihre Farbe (vgl. S. 447).

Die Vögel bieten uns viele Beispiele ritterlicher Kämpfe der Männchen. Vor allem kommen solche bei polygamen Vögeln, so unter den Hühnervögeln, vor. Hähne, Fasanen und andere Hühnervögel sind für diese Kämpfe sogar mit besonderen Waffen ausgestattet, den Sporen, welche bei manchen in der Einzahl (Abb. 392), bei anderen sogar in der Zweizahl (Abb. 391) ja selbst bis zu fünf an jedem Bein vorhanden sind. Mit diesen können die Tiere sich erhebliche Verwundungen beibringen, ja selbst sich töten. Ähnliche Waffen finden wir bei einigen Vögeln an den Flügeln; so hat Chauna chavaria zwei Sporen an jedem Flügel, ähnlich Palamedea, während bei Rallen und Regenpfeifern kleinere Höcker und stumpfe Haken vorkommen (Abb. 385 S. 456 und Abb. 393).

Die Kämpfe der Hähne kann man leicht im Hühnerhof beobachten; wie erbittert sie sein können, davon geben die sportsmäßigen Hahnenkämpfe ein Bild. Kämpfe um die Weibchen kommen aber nicht nur bei größeren und wehrhaften Vögeln, sondern auch bei kleineren und waffenlosen Formen vor. Unsere Sperlinge, Rotkehlchen, Teichhühner, ja selbst Ziegenmelker, Kolibris raufen sich um die Weibchen. Es ist aber leicht zu verstehen,

Abb. 392. Sporn beim Haushahn (Gallus domesticus L.). Orig. nach der Natur.



Abb. 393. Chauna chavaria, die Chaka. Orig. nach der Natur.

daß die Kämpfe ihre größte Verbreitung bei polygamen Formen haben. Einzelne Männchen erkämpfen sich da einen ganzen Harem, während andere leer ausgehen. Bei solchen polygamen Formen finden die Kämpfe auch vielfach in einer bestimmten Weise organisiert statt. Ein zermonieller besonderer Akt begleitet sie, Stimmentfaltung, Balzbewegungen, Tänze sind vielfach mit ihm kombiniert, ja sehr häufig überwiegt all dies Beiwerk, und die Kämpfe werden zu Scheinkämpfen, welche uns wie tanzähnliche Pantomimen anmuten.

Die wilden Hühnervögel bieten hierfür viele Beispiele. Ich hatte sebst Gelegenheit, im Dschungel Ceylons die Kämpfe bei Gallus stanleyi, dem Dschungelhahn, zu beobachten. Die Hähne kämpfen ganz ähnlich wie unsere Haushähne, die ja mit ihnen nahe verwandt sind, während die Weibchen in der Nähe verweilen. Die Kämpfe sind oft so heftig, daß ein Partner tot auf dem Kampfplatz zurückbleibt. Ebenfalls ein polygamer Vogel ist der Kampfläufer (Machetes pugnax): der variable Federschmuck des Halses bei den Männchen dieser Art wurde im Bd. I S. 491 geschildert und auf Tafel X abgebildet. Im Frühjahr versammeln sich zahlreiche Männchen dieser Art in moorigen Gegenden, am Ufer von Gewässern, in der Nähe der zukünftigen Nistplätze und kämpfen miteinander, wobei sie sich der Schnäbel und Flügel als Waffen bedienen. Sie fahren aufeinander los, springen in die Höhe, aber sie pflegen sich bei diesen Kämpfen nie erheblich zu verletzen. Es sind sozusagen Vorstellungen, die sie geben, wobei sich immer dieselben Männchen auf denselben Kampfplätzen ansammeln. Weibchen sind meist gar nicht in unmittelbarer Nähe der Kampfplätze vorhanden. Es gibt nicht Sieger und Besiegte, und es scheint, daß alle am Kampf Beteiligten später zur Paarung gelangen.

Kombinierte Tätigkeiten sind auch die Balzhandlungen bei unsern polygamen Wildhühnern, z. B. dem Auerhahn (Tetrao urogallus L), der meist auf einer hohen Kiefer im Walde zu balzen pflegt, in deren Nähe Weibchen sich aufhalten. Auch hier ist die Balzhandlung einem Tanz zu vergleichen. Der Hahn führt auf dem Ast ähnliche krampfhafte Bewegungen aus, wie wir sie früher schon für verschiedene Vögel geschildert haben (S. 450). Er streckt den Kopf vor, sträubt die Federn an Kopf und Kehle; dann breitet er den halb erhobenen Schwanz fächerförmig aus, spreizt die Flügel vom Leib ab und hält sie tief gesenkt (Taf. XII A). In dieser Haltung macht er Verbeugungen, trippelt mit den Füßen, dreht sich um sich selbst. Unterdessen läßt er seine eigentümlichen Balzlaute erschallen, das

Wetzen, Schleifen, den Hauptschlag, das Knappen, welche jedem Jäger das Herz klopfen machen und welchen die Gebrüder Müller durch folgende Silben wiederzugeben versuchten: „blü blü, blü, blü, blü-bödlrrr-klack, zschiz, schiz, schiz, schiz, schiuit." Noch auffallender als viele andere Vögel ist der Auerhahn während des Balzens gleichgültig gegen die Außenwelt, vor allem unempfindlich für Lärm; selbst ein Schuß stört ihn nicht.

Aber Nebenbuhler reizen ihn, und er stürzt sich auf sie los und kämpft mit ihnen; er sucht sie aus seinem Revier zu vertreiben, was ihm leicht gelingt, wenn es sich um junge Hahnen handelt. Starke Hahnen balzen sehr intensiv und sind sehr rauflustig und pflegen sich einen stattlichen Harem zu sichern. Es liegen offenbar ganz ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie gleich nachher bei den polygamen Säugetieren kennen lernen werden, bei denen die Folgeerscheinungen der Werbungshandlungen besser bekannt sind.

Der Birkhahn oder Spielhahn (Tetrao tetrix) hat seine Balzplätze mehr im offenen Gelände als der Auerhahn; während letzterer nur ausnahmsweise am Boden balzt, ist dies beim Birkhahn die Norm. In Südbayern sind es die offenen Flächen der Moore im Dachauer, Weilheimer Moos usw., wo die Hähne sich in der Nähe der Birken- und Kieferngehölze oder der Buschwälder, in denen sie und die Hennen sich tagsüber aufhalten, abends und in der Morgenfrühe sich versammeln. Stets sind es bestimmte Örtlichkeiten, die Balzplätze, an denen die Hahnen sich alle Jahre wieder zusammen finden; oft sind an einem Platz über 100 Hahnen versammelt, ich sah einmal dem Balzspiel von 30—40 Hahnen im Dachauer Moos zu. Im Morgengrauen fiel der erste Hahn mit eigentümlichem Zischen — tschjo—y — in der Nähe unseres Standes ein. Auf dem Boden begann er seinen Tanz, nachdem er fast 10 Minuten sich ganz still verhalten und sich überzeugt hatte, daß alles sicher sei. Beim Vorbeugen und Hüpfen ließ er sein Kollern und Schleifen ertönen, nahm ähnliche Bewegungen vor, wie wir sie beim Auerhahn geschildert haben, ganz bizarr und toll wurde sein Hüpfen, als immer mehr Hahnen unter tchjo—y, tschjo-y, einfielen, z. T. sich auf unseren Schirm beim Anflug niederlassend (vgl. Taf. XII B). Nun verbeugten, drehten, hüpften alle Hahnen wie toll umher, manchmal sprang einer einen halben Meter hoch senkrecht in die Luft. Plötzlich fuhren zwei aufeinander los, mit Schnäbeln und Füßen einander zusetzend. Die Federn flogen, und einer der Kämpen verließ besiegt den Kampfplatz, um einem andern nahen Balzplatz zuzustreben und dort sein Glück zu versuchen. Andere fuhren aufeinander los, fauchten sich an, liefen umeinander herum und führten den Kampf nur pantomimisch durch. So ging es stundenlang fort, von 4 Uhr in der Frühe bis gegen 8 Uhr. Unterdessen hatten sich zahlreiche Hennen in der Nähe versammelt, welche ein leises Gackern hören ließen. Ich konnte nicht beobachten, was andere gesehen haben, daß siegreiche Hähne zwischenhinein eine Henne begatteten, um dann weiter zu balzen. Jedenfalls erfolgt die Begattung im Anschluß an die Balz, denn später im Tag trennen sich die Vögel wieder.

Ähnliche Vorstellungen geben viele polygame Vögel, so ist z. B. das Gebaren der Präriehühner in Nordamerika ganz außerordentlich ähnlich dem unserer Birkhähne.

Im Prinzip ähnliches finden wir vielfach bei den polygamen Säugetieren, nur daß bei ihnen in einem viel weiter gehenden Maß die rohe Kraft entscheidet. Bei den polygamen geselligen Säugetieren finden wir fast stets die erwachsenen Männchen während des größeren Teil des Jahres von den übrigen Angehörigen der Art getrennt. Oft bilden sie besondere Herden für sich, so bei Wildschweinen, z. T. Hirschen, Steinböcken, Wildschafen, Rindern, Gabelböcken, Robben usw. Auch bei diesen Formen halten sich alte Männchen ganz allein. Unterdessen leben die alten Weibchen mit den jungen Männchen und Weibchen in besonderen Herden. Bei anderen bilden Männchen und Weibchen dauernd zusammen größere



Balzende Birkhähne. Nach einem Gemälde von Bruno Liljefors

oder kleinere Herden, so bei den Känguruhs und vielen Antilopen. Zur Paarungszeit suchen nun die alten Männchen sich einen möglichst großen Harem zu sichern. Sie treiben Weibchen zusammen und verjagen die um die Weibchen sich bemühenden anderen Männchen oft unter heftigen Kämpfen. So kommt es zur Bildung kleiner Herden, in denen nur ein altes Männchen mit einer größeren Anzahl von Weibchen vereinigt ist; in dieser Herde werden nur ganz junge, noch nicht geschlechtsreife Männchen geduldet, wie denn überhaupt bei Tieren, deren Entwicklung mehrere Jahre erfordert, die Weibchen oft schon wieder gedeckt werden, wenn sie noch die Nachkommen von früheren Jahrgängen bei sich führen.

Die Kämpfe bei solchen polygamen Säugetieren sind oft sehr erbittert und ernsthaft. Die alten Männchen sind meist in der Paarungszeit außerordentlich reizbar und kampflustig. Sie greifen alle möglichen anderen Tiere und Menschen, denen sie zufällig begegnen, oft geradezu in Raserei an. Es ist bekannt, daß Elefanten in der Paarungszeit sehr gefährlich sind. Von unsern einheimischen Tieren sind Hirsche und Wildschweine dafür berüchtigt. Der Wisent tobt in dieser Zeit durch den Wald und läßt seine Kraft auch an leblosen Gegenständen aus, indem er z. B. Bäume auswühlt. Löwen, Wölfe und andere Raubtiere sind in dieser Periode ganz besonders bissig.

Das Vertreiben der jüngeren Konkurrenten gelingt meist ohne allzu ernsthaften Kampf; man hat den Eindruck, als erprobe das junge Männchen nur den Fortschritt seiner Fähigkeiten, um sich nach Erkenntnis seiner Unterlegenheit schnell zurückzuziehen. Die alten Männchen untereinander führen aber die heftigsten, oft mit dem Tode eines der Konkurrenten endenden Kämpfe durch. Sie sind ja vielfach mit Waffen ausgestattet, welche sie von den Weibchen unterscheiden, und welche mit dem Alter und der wachsenden Kraft an Wirksamkeit enorm gewinnen können. Man denke nur an die Geweihe und Hörner der Huftiere, an die Eckzähne und Hauer der Raubtiere, Wildschweine und Affen. Unsere Hirsche kämpfen erbittert mit ihren Geweihen, und nicht selten bringen sie sich schwere Wunden bei oder verfangen sich gegenseitig mit den Enden der Geweihe, so daß sie nicht mehr voneinander loskommen und beide elend zugrunde gehen. Bei den Steinböcken und Wildschafen stoßen die alten Männchen mit voller Wucht mit ihren oft gewaltigen Gehörnen aufeinander los. Das enorme Gewicht, welches diese bei alten Männchen oft erreichen, macht den Kampf für ein junges Männchen ganz aussichtslos. Bei Ovis ammon und seinen Verwandten (O. polii usw.), dem nordamerikanischen Dickhornschaf (Ovis montanus), den zentralasiatischen Steinböcken, finden die Kämpfe an besonderen Örtlichkeiten, die den Balzplätzen vergleichbar sind, in den Felsenwildnissen der hohen Gebirge statt. Die unterliegenden Männchen werden durch die Wucht des Hornstoßes in den Abgrund geschleudert, wo oft Hunderte von bleichenden Skeletten von der Heftigkeit dieser Brunstkämpfe zeugen. Bei den Moschusochsen der Polarländer (Ovibos moschatus) kommt es auch oft zum Töten der rivalisierenden Männchen. Bei den Antilopen und Gazellen (z. B. Gazella dorcas) werden bei diesen Kämpfen oft die Hörner abgebrochen.

Harmloser pflegen die Kämpfe bei denjenigen Formen auszugehen, welche mit weniger gefährlichen Waffen versehen sind. So beißen sich Kamelhengste mit ihren Zähnen, indem sie wütend aufeinander losfahren und ihren eigentümlichen Brüllsack aus dem Munde hervorstülpen, der ihnen ermöglicht, schreckhafte Töne hervorzubringen. Huanakos, Vikugnas, Lamas beißen, spucken und treten sich. Katzen kratzen und beißen sich, Hunde bringen sich mit den Zähnen Wunden bei. Moschustiere und Muntjaks fechten mit ihren lang vorstehenden Eckzähnen, Wildschweine lassen ihre starken Hauer zusammenklirren.

So ist es denn nicht verwunderlich, wenn alte Männchen der verschiedensten Säuge-

tierarten selten in der Freiheit mit unverletzter Haut beobachtet werden, meist sind sie von vielen Narben bedeckt.

Auch schwächere, mit geringen Waffen versehene Säugetiermännchen können erbittert um die Weibchen miteinander kämpfen. Känguruhs beißen sich und boxen mit ihren Füßen aufeinander los, Insektivoren, wie Maulwürfe, können sich im wütenden Brunstkampf totbeißen, Hasen und andere Nagetiere beißen und trommeln sich manchmal zu Tode. Auch die Affenmännchen beißen einander, kratzen und schlagen sich mit den Händen.

Sehr vielfach finden wir aber wie bei den Vögeln die Tendenz, aus dem ernsthaften Kampf nur ein Scheinduell, eine Vorstellung oder Kräfteübung zu machen. So schlagen Hirsche nur mit den Geweihen aneinander, Wildschweine berühren nur gegenseitig die Hauer. Ja bei Antilopen bestehen die Scheinkämpfe manchmal nur in reigenartig erfolgenden Angriffsbewegungen, denen Zurückziehen folgt. Die Männchen der Palaantilopen führen solche Scheinkämpfe unter tanzartigen Sprüngen auf, und die Springböcke Südafrikas scheinen, wie früher schon erwähnt wurde, hauptsächlich durch eigenartige oft 2 m hohe Sprünge in krampfhafter Haltung, wobei sie ihre schöne weiße Rückenmähne entfalten, auf die Weibchen einzuwirken. Dieses sogenannte „Prunken" der Springbockmännchen muß direkt an gewisse Balztänze der Vögel erinnern.

Alle guten Beobachter stimmen darin überein, daß, wo in einer Gegend ein besonders kräftiges, schönes oder auffallendes, im Kampf oder Spiel gewandtes Männchen auftritt, es bald eine große Herde um sich versammelt, falls es zu den herdenbildenden Tieren gehört, oder sonstwie zahlreiche Nachkommenschaft erzeugt und hinterläßt, je nach den für seine Art charakteristischen Fortpflanzungsgewohnheiten.

2. Die Ehe im Tierreich.

Bei den meisten Tieren, besonders bei den niederen Tieren geht der Begattung nur eine kurze, schnell vorübergehende Vereinigung der beiden Geschlechter voraus. Das ist übrigens nicht nur bei den niederen Tieren der Fall, sondern auch bei manchen relativ hochstehenden. So ist bekannt, daß bei vielen Fischen, auch bei manchen niederen Säugetieren, wie den Edentaten (Gürteltiere), Männchen sowohl wie Weibchen verschiedene rasch vorübergehende geschlechtliche Verbindungen eingehen, wobei dann auch die Sorge für die Nachkommenschaft einzig und allein dem Muttertier zufällt.

Sehr viele niedere Tiere sterben sehr bald nach der Begattung. Das ist z. B. für viele Insekten bekannt, und den extremsten Fall stellen die Ephemeriden oder Eintagsfliegen dar, welche oft in ungeheuren Mengen nach der Begattung bzw. nach der Eiablage an den Ufern der Gewässer tot aufgefunden werden. In anderen Fällen sind es nur die Männchen, welche sehr bald nach der Begattung vom Tod ereilt werden, während die Weibchen, die noch mit der Aufzucht der Nachkommenschaft in irgendeiner Weise zu tun haben, länger am Leben bleiben. Bei den Spinnen erwartet die Männchen sehr häufig ein früher Tod, da die Weibchen nach der Begattung dieselben nicht mehr als zugehörig anerkennen und von kannibalischen Gelüsten ergriffen, sie töten und aussaugen. Bei Galeodes, einem Vertreter der Solifugen, sterben die Männchen nach Heymons bald nach der Begattung, und auch die Weibchen findet man nach Beendigung des Brutgeschäfts tot umherliegen.

Ganz selten ist bei wirbellosen Tieren ein längeres paarweises Zusammenleben der beiden Geschlechter. Abgesehen von jenen Fällen bei Würmern, in denen wir Männchen

und Weibchen von Jugend auf körperlich aneinander gefesselt fanden, sind gut beobachtete Fälle solchen Zusammenlebens nur bei Gliedertieren bekannt geworden. Gar nicht so selten scheint paarweises Zusammenleben bei Krebstieren, besonders bei den zehnfüßigen Krebsen, zu sein. Bei deren höheren Vertretern, besonders den Krabben, werden fast immer Männchen und Weibchen gleichzeitig gefangen, wenn das Netz mit Beute beladen aus der Tiefe des Meeres heraufkommt. Für nicht wenige küstenbewohnende Arten ist das Zusammenleben der beiden Geschlechter vielfach direkt beobachtet worden, so bei den höhlenbauenden Uca-(Gelasimus)-Arten (vgl. Abb. 390 S. 461), bei denen man stets ein Männchen mit einem Weibchen zusammen in einer Höhle findet. Die amerikanische Krabbe Callinectes sapidus Say hält nach Miß Rathbun in der Begattungszeit paarweise zusammen, und das Paar geht sogar gemeinsam auf Jagd aus. Die schöne bunte Garneele Stenopus hispidus (Ol.) wurde von Brooks bei den Bermudainseln stets paarweise zwischen den Korallen schwimmend angetroffen. (Vgl. hierzu auch oben S. 274 u. 278.) Unter den Insekten sind ähnliche Fälle nicht sehr selten. Bei den Termiten, bei denen je ein Männchen und ein Weibchen, ein König und eine Königin, für ihr Leben in einer Zelle zusammen eingemauert sind, muß man eher von einer Zwangsvereinigung sprechen; denn die Einmauerung geschieht durch die Arbeiter, welche ein Entweichen des Ehepaares zu verhindern wissen. Doch ist die Vereinigung von vornherein eine freiwillige, und zwar von sehr merkwürdiger Art, wie später erörtert werden wird. Die besonderen Bedingungen des Wohnortes befördern zum mindesten das dauernde Zusammenleben der beiden Geschlechter bei den Borkenkäfern. Wir haben von diesen bereits früher S. 60ff. Näheres über das Eheleben und Fortpflanzungsgeschäft erfahren. Unter den Käfern sind Blatthornkäfer, z. B. Mistkäfer, über deren Gewohnheiten wir in dem Kapitel über die Kotfresser bereits berichtet haben, oft lange über die Fortpflanzungszeit hinaus paarweise anzutreffen. Fabre hat speziell bei Minotaurus typhoeus beobachtet, daß das Weibchen sich ein Männchen aus mehreren auswählt, es stets wiedererkennt und sich mit ihm zusammenhält. Ähnliches gilt für die Coprisarten, über deren Eheleben und Brutpflege unten Näheres berichtet wird. Auch bei Lethrus apterus ist eine ähnliche Form monogamer Ehe angegeben worden. Bei Gerris und anderen Wasserwanzen bleibt das Männchen oft noch lange Zeit, nachdem die Begattung vollzogen ist, auf dem Rücken des Weibchens sitzen und läßt sich von ihm herumtragen. Sehr merkwürdig ist der gemeinsame Eierlegeflug von Männchen und Weibchen bei der Libelle Lestes sponsa L. Während die übrigen Libellenarten sich alsbald nach vollzogener Begattung trennen, hält das Männchen von Lestes sponsa sein Weibchen auch dann noch mit der Hinterleibszange am Nacken fest. Sie fliegen zusammen, das Männchen setzt sich auf Binsen nieder, in welche das Weibchen sozusagen geleitet von dem Männchen seine Eier einbohrt; ja das Paar taucht zu diesem Zweck gelegentlich sogar gemeinsam mit angepreßten Flügeln unter den Wasserspiegel. Von den Spinnentieren ist die Wasserspinne (Argyroneta aquatica) dafür bekannt, daß Männchen und Weibchen ihre glockenförmigen Wohnungen unter Wasser nicht nur nebeneinder bauen, sondern daß sie diese auch durch Röhren aus Gespinst miteinander verbinden, so daß sie während des ganzen Jahres, auch im Winter, miteinander kommunizieren. Schon bei den niederen Wirbeltieren sind Fälle von eheartigem Zusammenleben etwas häufiger. So wissen wir, daß bei Fischen, vor allen Dingen in der Zeit vor der Begattung, Männchen und Weibchen einigermaßen zusammenhalten. Dies wird für Lachse, Forellen, Barben und besonders für die brutpflegenden Fischarten angegeben, so für Stichlinge und viele der jetzt so häufig in Aquarien gehaltenen exotischen Fischarten, wie die Cyprinodonten, die Sonnenfische, Makropoden, Guramis, Kampffische usw. Wir werden später bei Besprechung der

Brutpflegegewohnheiten sehen, daß es sich nicht um sehr feste Vereinigung der männlichen und weiblichen Tiere in diesen Fällen handelt. Ebenso ist unter den Amphibien kaum ein Fall beschrieben worden, der von einem eigentlichen Eheleben zeugen würde.

Unter den Reptilien sind einige Formen bekannt, welche man oft längere Zeit paarweise vereinigt findet. So leben die Brillenschlangen in Indien in Paaren beieinander, von dem Leguan Cyclura carinata wird ähnliches angegeben, und auch die Mauereidechse wird in der Regel paarweise in ihren Löchern angetroffen.

Die Vögel sind diejenige Gruppe unter den Tieren, bei welcher wir die höchste und mannigfaltigste Ausbildung des Ehelebens kennen lernen. Aber auch bei ihnen handelt es sich vielfach nur um eine Saisonehe. Die Männchen und Weibchen vereinigen sich für eine Brunst- und Brutzeit. Auch nach dieser kann man bei einer Reihe von Formen das Männchen und Weibchen noch längere Zeit zusammenleben sehen. Sehr bekannt und viel beschrieben ist das Zusammenhalten der Männchen und Weibchen bei unsern Singvögeln, bei Schwalben, bei Enten, Gänsen, Schwänen, Tauben usw. Bei den Störchen ist oft beobachtet worden, daß dieselben Männchen und Weibchen viele Jahre hintereinander zusammenwohnten, bauten und brüteten. Ebenso ist es für die größeren Raubvögel bewiesen, daß sie jahrelang zusammenleben, und wir haben früher schon erwähnt, daß bei diesem Zusammenleben die gemeinsame Tätigkeit des Paares sich nicht auf diejenigen Handlungen beschränkt, welche das Fortpflanzungsgeschäft erfordert, sondern sich auch auf die Jagd und Erbeutung der täglichen Nahrung erstreckt. Bei manchen Arten halten die Paare sogar zusammen, wenn die Tiere sich zu großen Flügen vereinigen. So ist dies der Fall bei manchen Kiebitzen, bei Kranichen, bei Chauna chavaria (vgl. Abb. 393 S. 463), in deren Flügen immer je ein Männchen und ein Weibchen zusammen fliegen. Von Papageien wird angegeben, daß Männchen und Weibchen oft das ganze Leben lang zusammenhausen. Der nächtlich lebende Erdpapagei (Stringops habroptilus) bewohnt Höhlen; es sollen bei dieser Art Männchen und Weibchen gesonderte Höhlen bewohnen, aber jedes Ehepaar in wenig Metern Entfernung voneinander.

Eine Vogelform, bei der die ganze Organisation auf ein dauerndes Zusammenleben der beiden Geschlechter eingerichtet zu sein scheint, ist die neuseeländische Huia (Heteralocha acutirostris). Es ist dies ein den Raben verwandter Vogel, dessen Männchen sich von dem Weibchen in der Schnabelform ganz auffällig unterscheidet. Während das Männchen einen mittellangen, allerdings spitzen aber derben Schnabel besitzt, ist das Weibchen mit einem doppelt so langen, dünnen, sanft gebogenen Schnabel ausgestattet. Es ist dies eine Form von sexuellem Dimorphismus, wie sie sich bei den höheren Tieren außerordentlich selten findet.

Der Vogel kommt in den Buchenwäldern der Nordinsel von Neuseeland in einem beschränkten Gebiet vor. Es ist auffallend, wie leicht die Huias in Gefangenschaft Futter annehmen und zahm werden. Buller konnte ein Pärchen in der Gefangenschaft genau beobachten und bei dieser Gelegenheit die eigenartige Bedeutung des Schnabeldimorphismus feststellen. Die Hauptnahrung des Vogels bilden nämlich Käferlarven, vor allen Dingen die Larven eines großen nächtlichen Käfers (Prionoplus reticularis), welche in faulem Holz sehr häufig sind und in erwachsenem Zustand so groß werden wie ein kleiner Finger. Wenn man eine solche Larve dem Huia darbietet, so faßt er sie in der Mitte, setzt dann den einen Fuß fest auf sie, zieht die harten Teile ab, also vor allen Dingen den Kopf und die Mundanhänge, wirft sie in die Höhe und fängt sie mit dem Schnabel auf.

Wenn man ihm aber ein Stück Holz gab, in dem die Larve noch verborgen steckte, so



Abb. 394. Der Huia, ♂ und ♀ (Heteralocha acutirostris). Nach Buller.

sah man die beiden Tiere ganz verschieden sich benehmen; das Männchen zerhackte das Holz und holte die Beute heraus wie ein Specht, während das Weibchen wie mit einer Pinzette in den Spalten des Holzes mit seinem langen Schnabel nach den Larven tastete. Manchmal sah man sogar in einer amüsanten Weise die beiden Tiere zusammenwirken. Das Männchen zerschlug das Holz, und wenn die Larve so tief drin steckte, daß er sie nicht erreichen konnte, so holte sie dieselbe mit ihrem langen Schnabel heraus; allerdings verwandte sie die Beute stets zu ihrem eigenen Vorteil. Das Tier frißt übrigens auch andere Insekten und gelegentlich Beeren und Samen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei Vögeln, deren Ehe so festgefügt erscheint, wie die der Störche und Raubvögel, wenn ein Ehegatte zugrunde geht, der übrig bleibende



Abb. 395. Breitmäuliges (sog. weißes Nashorn Rhinoceros simus cottoni Lyd.) beim Grasen.

Partner sich einen neuen Gefährten sucht, um mit ihm Brutgeschäft und Aufzucht der Nachkommenschaft durchzuführen.

Bei den Säugetieren, von denen wir eigentlich erwarten sollten, daß sie als höchststehende Tiere auch einen hochstehenden Typus des Ehelebens entwickelt hätten, vermissen wir ein dauerndes Zusammenleben der beiden Geschlechter bei den meisten Arten. Auch hier finden wir nur kurz dauernde Vereinigungen, oft trennen sich sogar die Männchen und Weibchen bald nach der Begattung, so daß die Sorge für die Nachkommenschaft dem Weibchen allein zufällt. Das ist z. B. bei vielen Insektivoren, bei Fledermäusen, Nagetieren und manchen Raubtieren, so gewissen Rassen des Löwen der Fall. Bei manchen andern Säugetieren hält die Vereinigung der Geschlechter stand bis nach vollendeter Aufzucht der Jungen. So verhält es sich z. B. bei Füchsen und andern hundeartigen Raubtieren, bei denen Männchen und Weibchen, wenn die Jungen eines Wurfes als selbständig entlassen worden sind, beide für sich ihr solitäres Leben wieder beginnen. Für einige Säugetierformen wird allerdings Dauerehe angegeben, so für Nashörner und Wale. Ich bin aber nicht sicher, wie gerade bei diesen Tieren eine derartige Feststellung mit Sicherheit gemacht werden könnte. Es ist immerhin bemerkenswert, daß man sie fast stets paarweise antrifft, und zwar zu allen Zeiten des Jahres, auch außerhalb der Fortpflanzungszeit. Genauere Belege liegen für die gleiche Angabe beim Reh vor, welches ja vielfach unter beständiger Beobachtung und Kontrolle durch die Jäger steht.

Das Zusammenhalten der Geschlechter steht, wie wir noch später zu erörtern haben werden, fast stets im engsten Zusammenhang mit der Brutpflege. Der Charakter beider Erscheinungen zeigt nun immer eine bestimmte Abhängigkeit von der Art der geschlechtlichen Beziehungen der betreffenden Tierarten. Schon bei Tieren, bei denen wir von einem ehelichen Zusammenleben der beiden Geschlechter überhaupt nicht sprechen können, finden wir große Verschiedenheiten in bezug auf den Geschlechtstrieb in der Veranlagung der Art.

Es gibt nicht wenige Tierarten, bei denen ein Männchen befähigt und wohl auch durch die Biologie der Art darauf eingerichtet ist, mehrere Weibchen zu begatten. Ihnen stehen viele Arten gegenüber, bei denen ein Weibchen auf mehrere Männchen angewiesen ist. Wie diese Verhältnisse im einzelnen zusammenhängen, ist oft schwer zu ergründen. Es ist z. B. leicht zu beobachten, daß Ameisenköniginnen von mehreren Männchen befruchtet werden. Der Samenvorrat im Receptaculum seminis einer Ameisenkönigin kann also von ganz verschiedenartiger Herkunft sein. Eine Bienenkönigin dagegen wird bekanntlich nur von einer einzigen Drohne begattet. Der Spermavorrat, mit dem sie, wie die Erfahrung lehrt, bis zu sieben Jahre lang, die ganze Arbeiterschar eines Stockes zu erzeugen vermag, ist also auf einen einzigen Vater zurückzuführen. Im allgemeinen dürfte bei den Insekten einmalige Begattung eines Weibchens durch ein Männchen die Regel sein; das gilt vor allem für die kurzlebigen Formen, deren ganzes Imagoleben der Erfüllung der Fortpflanzungsfunktionen gewidmet ist. Bei den langlebigen Arten jedoch begattet oft ein Männchen mehrere Weibchen, und ebenso kann ein Weibchen mehrere Male hintereinander von verschiedenen Männchen begattet werden. Daß ein Männchen mehrere Weibchen begattete, wurde bei Hemipteren (Aphiden), bei Dipteren (Musca domestica, Sarcophaga carnaria), bei Lepidopteren (Bombyx, Psychiden, Saturniden), bei Käfern (Chysomela, Coccinelliden, Maikäfern) festgestellt. Neuerdings hat Blunck bei Dytiscus marginalis L., dem Gelbrand, beobachtet, daß sowohl Begattung eines Weibchens durch mehrere Männchen als auch mehrerer Weibchen durch ein Männchen regelmäßig vorkommt. Dagegen ist bei den Insekten mehrmalige Begattung des gleichen Paares wohl ein abnormes Vorkommnis, das nur bei gefangen gehaltenen Tieren gelegentlich beobachtet wurde. Auch ist mehrmalige Begattung eines Weibchens in kurzen Intervallen eine seltene, in den meisten Fällen abnorme und vielfach das Weibchen schädigende Erscheinung. Bei Schmetterlingen genügt jedenfalls nach vielen Beobachtungen einmalige Begattung zur Befruchtung sämtlicher vom Weibchen hervorgebrachten Eier.

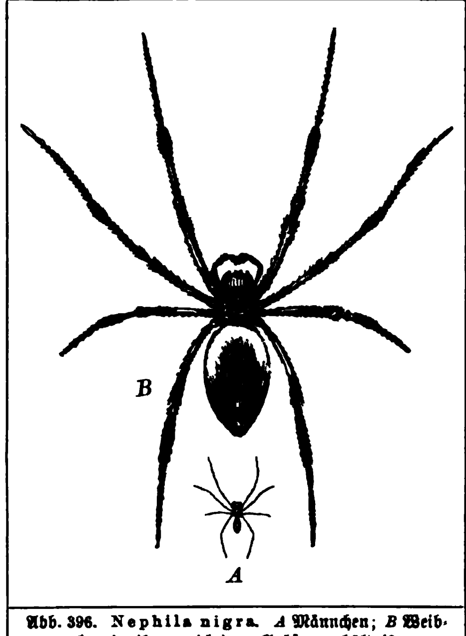


Abb. 396. Nephila nigra. *A* Männchen; *B* Weibchen in ihrem richtigen Größenverhältnis. Nach Vinson.

Bei den Spinnentieren scheint mehrmalige Begattung eines Weibchens sehr häufig vorzukommen. Die Männchen sind jedenfalls imstande, mehrere Weibchen zu befruchten, und tun dies in der Regel. So berichtet Heymons von den Solifugen, daß die zahlreichen Männchen umherstreifen und nach Weibchen suchen. Jedes Männchen von Galeodes caspius ist imstande und hat die Tendenz, mehrere Begattungen auszuführen. Die große Zahl der Männchen im Verhältnis zu den Weibchen läßt wahrscheinlich erscheinen, daß die Mehrzahl der Weibchen mehreremal begattet wird; es ist solche wiederholte Begattung durch verschiedene Männchen jedenfalls öfters gesehen worden.

Auch bei den echten Spinnen kommt mehrmalige Begattung vor. So hat Gerhardt beobachtet, daß Kreuzspinnenweibchen (Epeira diademata L.) sich kurz hintereinander von



Abb. 397. Lachs, Männchen und Weibchen, in der Laichgrube beim Laichakt.
Das Weibchen (unten) wühlt noch mit dem Schwanz den Kies auf. Nach Malloch. Fluß Tay-Schottland.

zwei Männchen begatten ließen, und zwar konnte er in einem Fall je zwei Begattungen mit jedem Partner feststellen. Ja, es scheint nach seinen Angaben, als sei für die Männchen von Epeira diademata zweimalige Ausübung des Koitus die Norm. Er konnte feststellen, daß beim ersten Koitus der eine, beim zweiten der andere Taster zur Einführung des Spermas verwandt wurde. Die Begattung dauert bei Epeira sehr kurz, nach Sekunden, während sie z. B. bei Meta segmentata L. zwei Minuten anhält. Bei Zilla calophilla K.-W. wurden bei einem Pärchen 13 Begattungsakte in der Zeit von 20 Minuten beobachtet. Sehr häufige Begattungen kommen nach Vinson bei der tropischen Spinne Nephila nigra in Réunion vor. Bei dieser ist ein sehr ausgesprochener Geschlechtsdimorphismus vorhanden (Abb. 396); die winzigen Männchen halten sich zu zweien dauernd auf dem Körper des großen Weibchens auf und führen von Zeit zu Zeit die Begattung aus. Bei der den Vogelspinnen verwandten Dugesiella hentzi (Gir.) aus Texas ist Polygynie und Polyandrie von Petrunkewitsch beobachtet worden. So wurde z. B. ein Weibchen dreizehnmal mit vier verschiedenen Männchen gepaart (vgl. hierzu S. 508).

Auch bei Wirbeltieren, so bei Forellen und andern Salmoniden, wird die von einem Weibchen produzierte Portion Eier durch mehrere Männchen befruchtet. Die Forellen und Lachse laichen in rasch strömenden Quellbächen ab. Dabei sieht man jeweils ein Weibchen von mehreren Männchen umgeben. Das Weibchen wühlt in dem kiesigen Boden des Gewässers eine Grube und stellt sich in die Strömung über dieser Grube ein. Hinter ihr stehen mehrere Männchen, eines davon begibt sich an ihre Seite. Während das Weibchen nun die Eier ausstößt, so daß sie in die Grube herabsinken, tritt eines der wartenden Männ-

chen nach dem andern an seine Seite und spritzt seine Samenflüssigkeit in das die Eier umwirbelnde Wasser, wo die Befruchtung vollzogen wird. Oft scheint es aber auch zur Besamung durch nur ein Männchen zu kommen, nachdem dies vorher in Kämpfen seine Nebenbuhler vertrieben hat. Die Eier werden nach erfolgter Befruchtung in der Grube durch Schwanzbewegungen der Tiere in flüchtiger Weise mit Sand und Steinchen überdeckt und dann sich selbst überlassen. Bei dieser unvollkommenen Befruchtungsmethode wird nur ein geringer Prozentsatz der Eier befruchtet, während die große Mehrzahl abstirbt. Auf einer Vermeidung der drohenden Schädigungen und Ausnützung der günstigen Chancen bei künstlicher Befruchtung beruhen die großen Erfolge der künstlichen Fischzucht. Von den Karpfen (Cyprinus carpio L.) ist es ganz sicher, daß sie polyandrisch sind, d. h. mehrere Männchen verfolgen ein Weibchen und spritzen ihren Samen über dessen Eier, die an Wasserpflanzen angeklebt werden.

Unter den Fischen sind ferner die Stichlinge ein charakteristisches Beispiel für Polygamie, und zwar für Polygynie (Vielweiberei). Wenn ein Stichlingsmännchen ein Nest gebaut hat, so sucht es mehrere (5—7) Weibchen nacheinander zur Ablage von Eiern in sein Nest zu bewegen; jede abgelegte Eiportion wird von ihm sogleich besamt.

Ähnlich wie wir in den angeführten Fällen die Tiere bald monogam bald polygam veranlagt sahen, so können wir auch in den Fällen von mehr oder minder dauerhafter Ehe feststellen, daß dieselbe bald als Monogamie, bald als Polygamie ausgebildet ist. Die meisten vorhin erwähnten Fälle von Eheleben bei den Tieren bezogen sich auf monogame Ehe. Bei all jenen Krebsen und Insekten, bei der Mehrzahl der Vögel und bei den Säugetieren handelte es sich stets um ein Männchen und ein Weibchen, welche größere Abschnitte ihres Lebens gemeinsam verbringen und in dieser Zeit gemeinsame Tätigkeiten ausüben.

Auch bei den Vögeln handelt es sich bei der Mehrzahl der Arten um monogame Ehe. Das Männchen und Weibchen, welche sich miteinander vereinigt haben, bauen gemeinsam ein Nest, ziehen gemeinsam die Brut auf, und wenn es Tiere sind, welche in einem Jahr mehrmals brüten, so führen sie auch in der Regel die sämtlichen Bruten gemeinsam durch. Die Vögel bieten uns aber auch eine große Anzahl von Beispielen von Polygamie. Die bekanntesten polygamen Vögel sind die Hühnervögel, unter ihnen der Haushahn mit seinem Harem als typischer Vertreter. Polygam sind aber auch viele wilde Hühnerarten, so das Birk- und Auerwild, die Fasanen, während andere Hühnervögel, wie Reb-, Hasel- und Moorhuhn streng monogam sind. Ebenso herrscht bei den Straußenvögeln Polygamie. In all diesen Fällen handelt es sich um Arten, bei denen ein Männchen eine größere Anzahl von Weibchen um sich versammelt und mit ihnen Nachkommenschaft erzeugt. Während aber bei den Haushühnern der Hahn seine Hennen dauernd beisammen behält, verläßt der Birkhahn und der Auerhahn die seinigen unmittelbar nach der Begattung. Abgesehen von den kurzen Momenten, in denen sich beide Geschlechter auf den Balzplätzen treffen, führen bei letzteren Arten die erwachsenen Individuen beider Geschlechter ein vollkommen getrenntes Leben. Nun gibt es aber auch eine Anzahl von Arten, bei denen Polyandrie herrscht, d h. bei denen auf ein Weibchen mehrere Männchen kommen. Dies ist z. B. der Fall bei den Kuckucksvögeln und bei den Tinamus. Wir werden in einem der nächsten Abschnitte auf die beiden Formen der Polygamie bei den Vögeln zurückkommen müssen, um dann auseinanderzusetzen, welchen wichtigen Einfluß die Form der Ehe auf die Brutpflege und Aufzucht der Nachkommenschaft ausübt.

Soweit man bei den Säugetieren von Ehe überhaupt reden kann, handelt es sich, wie die wenigen oben angeführten Beispiele beweisen, sehr selten um Monogamie. Bei Huftieren

und Robben sehen wir Formen der Polygamie, welche uns sehr an die geschlechtlichen Gewohnheiten mancher Hühnervögel erinnern. Wir sehen bei solchen Tieren die starken erwachsenen Männchen im Kampf mit ihren jüngeren und schwächeren Geschlechtsgenossen sich eine Anzahl von Weibchen sichern. Diese Weibchen werden auch durch Kämpfe gegen Zudringlichkeiten von Nebenbuhlern verteidigt, aber nur selten ist ein ausgesprochenes Eheleben entwickelt. Besonders genau sind die Einzelheiten der Lebenserscheinungen bei einem Seesäugetier bekannt, welches den äußersten Norden des Stillen Ozeans bewohnt. Dessen gesamte Biologie gibt uns ein so gutes Bild der Polygamie bei den Säugetieren und von ihren Folgen für das ganze Leben der Tiere, daß wir sie ausführlicher darlegen wollen. Es ist dies die Pelzrobbe, der Furseal der Engländer (Callorhinus ursinus L.), jenes Tier, welches den unter dem Namen Sealskin bekannten kostbaren Pelz liefert. Es wird zur Fortpflanzungszeit auf einigen kleinen Inselgruppen im Norden des Behringsmeeres angetroffen, wo es auch jetzt noch in großen Scharen zusammenkommt, obwohl die Verfolgung durch den Menschen die Zahlen, in denen das Tier früher vorkam, sehr gemindert hat. Heutzutage gibt es in der Hauptsache noch zwei große Herden, von denen die eine auf den, den Kurilen benachbarten, russischen Kommandeurinseln ihre Brutheimat hat, während die andere in der Nähe der Küste von Alaska auf den amerikanischen Pribilofinseln im Sommer sich versammelt. Merkwürdigerweise sind die beiden Herden stets getrennt, ihre Mitglieder vermischen sich nicht miteinander, und erfahrene Pelzhändler können nach Form des ganzen Felles, Farbe und Beschaffenheit des Haarkleides und anderen Merkmalen die Angehörigen der beiden Herden immer scharf voneinander unterscheiden. Der Pelz dieser Robben ist so außerordentlich wertvoll, daß er in dem Wirtschaftsleben der Staaten, welche am Fang der Pelzrobbe beteiligt sind, eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Unter der russischen Regierung wurden im Jahr etwa 70000 Felle erbeutet, ohne daß eine Abnahme der auf den Pribilofinseln beheimateten Herde bemerkbar gewesen wäre. Als die Inseln unter amerikanische Herrschaft kamen, wurden im Jahre 1868 240000 Felle erbeutet. In den Jahren 1871—1889 stand der Fang unter bestimmten Regulationen, und es war gestattet, im Jahre 100000 Felle einzusammeln. Später wurde die Zahl auf 60000 reduziert. Obwohl alle Rücksicht auf die biologischen Eigentümlichkeiten des Tieres genommen wurde, nahm ihre Zahl auf den Pribilofinseln sehr stark ab. Es wurde dies darauf zurückgeführt, daß Angehörige anderer Völker außer den Amerikanern am Fang der Pelzrobben teilnahmen, wobei auf die biologischen Eigentümlichkeiten des Tieres keine Rücksicht genommen wurde. Vor allem war die sogenannte pelagische Fischerei, das Töten der Weibchen im freien Meer, verderblich. So entspann sich ein Streit zwischen Amerika, Rußland und England, in welchen zeitweise auch Japan mithineingezogen wurde, und die sogenannte Behringsmeerfrage, die sich hauptsächlich um den Fang der Pelzrobben drehte, beschäftigte jahrelang die Diplomaten und Behörden der beteiligten Staaten. Der Streit wurde durch die Arbeit einer Kommission erledigt, welche unter Heranziehung von Gelehrten, Seeleuten, Fischern, Jägern, Pelzhändlern usw. mit größter Gründlichkeit die Lebensbedingungen und die Lebensweise der Pelzrobbe feststellte und auf Grund — man kann direkt sagen einer wissenschaftlichen Untersuchung — ihren Spruch fällte. Es wird aus der Darstellung hervorgehen, die im folgenden als ein kurzer Auszug aus den 19 Bänden, in denen die Arbeit der Behringsmeerkommission zusammengefaßt ist, gegeben werden soll, in welcher Weise eine genaue Kenntnis der Lebensweise des Tieres für die Rechtsfrage bedeutungsvoll war.

Wir haben schon hervorgehoben, daß die beiden Herden der Pelzrobbe sich nie miteinander vermischen. Auf den Kommandeurinseln und auf den Pribilofinseln finden sich immer



Abb. 398. Callorhinus ursinus (L.) (Pelzrobbe). Landung der alten Bullen an der Felsenküste der Pribilofinseln. Photographie von D. Starr Jordan.

nur Angehörige jeweils derselben Herde. Aber auch im freien Meer vermischen sie sich nicht miteinander. Die Angehörigen beider Herden machen große Wanderungen im nordpazifischen Ozean; auf den Inseln finden sie sich nur von Mai bis November. In den fünf übrigen Monaten des Jahres führen sie ein rein pelagisches Leben. Während dieser Zeit betreten sie niemals festes Land; nur auf den vorhin genannten nördlichen Inselgruppen, auf denen sie ihre Fortpflanzungszeit zubringen, betreten sie im Sommer für längere Zeit festen Boden. Im freien Ozean werden sie oft von den Seeleuten auf dem Rücken treibend beobachtet, oder während sie flott vorwärts schwimmen, sich in munterem Spiel rollen und wie Delphine springen. Dabei verfolgen sie die Tiere, von denen sie sich nähren, Fische und vor allem Cephalopoden. Bei ihren Wanderungen halten sich die Tiere von den Kommandeurinseln ausschließlich an die asiatische Küste. Sie wandern durch das ochotzkische Meer bis an die Küste von Japan. Die Pelzrobben von den Pribilofinseln dagegen wandern an der amerikanischen Küste entlang, halten sich aber stets in größerer Entfernung vom Land auf offener See, entlang an den Küsten von Alaska und Britisch Columbien bis nach Kalifornien. Wir werden nachher sehen, daß sich die Geschlechter und die verschiedenen Altersstufen bei der Wanderung verschieden verhalten.

Auf den Pribilofinseln, wo die Naturgeschichte der Pelzrobben am genauesten studiert worden ist, beginnen sie Ende April oder Anfang Mai anzukommen, und zwar sind die ersten Ankömmlinge die alten Männchen oder Bullen, wie man sie nennt. Sie sind 6 bis 20 Jahre alt und wiegen 400—700 Pfund. Es sind riesenhafte, kräftige, wohlgenährte Gesellen, welche da auf den felsigen, wogenumbrandeten, kühlen, nebelreichen und regnerischen Inseln ankommen. Gleich bei der Ankunft zeigen sich einige sehr merkwürdige Züge der Fortpflanzungsbiologie dieser Tiere. Ältere Bullen suchen an demselben Felsen zu landen, auf dem sie schon in früheren Jahren gehaust haben. Es sind oft schon solche Individuen mehrere Jahre hintereinander auf demselben Felsen beobachtet worden. Sie verteidigen den



Abb. 399. Callorhinus ursinus (L.) (Pelzrobbe). Die jungen Tiere auf dem Sandstrand.
Photographie von D. Starr Jordan.

ausgesuchten Platz oft in erbitterten Kämpfen gegen Rivalen; denn dieser Felsen bleibt nun für Monate der Wohnort des Bullen, den er mit seinem Harem und den Nachkommen der Weibchen bewohnt. Während der ganzen Brunstzeit, drei Monate lang, von Mai bis Anfang August, verläßt der Bulle seinen Felsen nicht, und während dieser ganzen Zeit frißt er nicht, trinkt er nicht und schläft er sehr wenig. Etwa einen Monat nach den Bullen kommen die Weibchen an, die man auch als Kühe bezeichnet. Die Hauptmasse der Weibchen kommt erst Ende Juni an. Kurz vor ihnen und zum Teil mit ihnen gleichzeitig treffen die jungen Männchen ein, die ein Alter zwischen 1—5 oder 6 Jahren besitzen, und welche man aus gleich zu erörternden Gründen auch als die „Junggesellen" bezeichnet. Sie suchen an denselben Felsen zu landen, an denen die alten Bullen ihre Plätze besitzen, werden aber unter Kämpfen von diesen vertrieben und müssen an anderen Stellen landen, welche sandig und flach sind. Hier halten sie sich in größeren Gruppen beieinander. Sie beschäftigen sich mit Schlafen, kleinen Wanderungen an Land, Ausflügen ins Wasser, bei denen sie auch im Anfang ihres Aufenthaltes und wohl auch, solange sie noch jünger sind, Nahrung zu sich nehmen. Später fressen auch sie nicht mehr, wie das bei ihnen, ebenso wie bei den Bullen, durch Magenuntersuchungen festgestellt worden ist. Die älteren unter den Junggesellen suchen vielfach die Gegend der Brutplätze auf, wo sie sich nahe den Felsen viel im Wasser aufhalten. Sie verfolgen dort jedes ins Wasser gehende Weibchen, aber ohne jeden Erfolg, da, wie wir gleich sehen werden, jene alle schon befruchtet sind.

Die Kühe nämlich, welche nicht zu den ganz jungen Tieren gehören, befinden sich stets bei der Ankunft auf den Inseln unmittelbar vor der Geburt ihres einzigen Jungen. Ganz außerordentlich selten kommen Zwillinge vor. Die Kühe, welche viel kleiner sind als die Bullen, wiegen nur 75—120 Pfund. Sie werden etwa 15 Jahre alt und gebären während ihres Lebens etwa 11—13 Junge. Die Geburt findet stets auf dem Lande statt. Es ist sehr bemerkenswert, daß nach einigen Angaben, wenn in den Tagen der Ankunft der Kühe plötz=



Abb. 400. Callorhinus ursinus (L.) (Pelzrobbe). „Die Weibchen sind gelandet und verteilen sich auf die Männchen. (Es sieht aus, als sei eine große Stadt aus dem Meer aufgetaucht".) Photographie von D. Starr Jordan.

lich Treibeis um die Inseln erschien, die Mütter ihre Jungen im Wasser zur Welt bringen mußten, wobei die letzteren, denen der Mutterkuchen noch anhing, sämtlich ertranken und zugrunde gingen. Auch an Land, wo wie bei allen Pinnipediern normalerweise die Geburt erfolgt, haftet die Plazenta den schwarzen, später grau werdenden Jungen noch 1—3 Tage an, so daß sie sie bei ihren Bewegungen nachschleppen. 6—8 Wochen bleiben die jungen Tiere an Land. In dieser Zeit sind sie unfähig zu schwimmen und ertrinken, wenn sie ins Wasser geraten.

Wenn die Kühe an den Inseln zu landen suchen, so werden sie gleich von den alten Bullen empfangen. Dieselben suchen, jeder auf seinem Felsen, eine möglichst große Anzahl von Kühen zusammenzubringen, junge, noch unbegattete sowie vor der Geburt stehende, trächtige Tiere. Es herrscht also eine ausgesprochene Polygamie, und wir können bei den Pelzrobben einige der interessantesten Begleiterscheinungen der Polygamie studieren. Bei der Begründung seines Harems muß jeder Bulle einen Kampf mit seinen Nachbarn ausfechten; diese Kämpfe sind sehr erbittert und führen oft zu sehr schweren Verwundungen. Nur die schweren, alten Bullen sind imstande, diese Kämpfe siegreich zu bestehen; die jungen Männchen werden meist abgeschlagen, ohne überhaupt zu einem Weibchen zu kommen. Die älteren Bullen haben schließlich auf ihrem Felsen 15—25 Kühe um sich versammelt. Die höchste Zahl, welche beobachtet wurde, waren 40 Kühe in einem Harem. Derselbe wird während der ganzen Zeit auf das eifersüchtigste bewacht, und mit jedem Bullen, welcher sich in die Nähe wagt, werden neue Kämpfe ausgefochten. Es ist beobachtet worden, daß ein Bulle 6—8 Kühe im Tag deckt, 40, 60, ja 100 in der Saison. Der Koitus findet stets an Land statt, und die alten Bullen sind dabei sehr wild und gehen mit ihren Weibchen nicht sehr schonend um. Die Befruchtung der älteren Weibchen findet meist innerhalb von zwei Wochen nach der Geburt der Jungen statt. Die Neugeborenen werden von den Kühen aufs eifrigste gepflegt und gesäugt. Die Kühe vermögen sehr gut selbst aus



Abb. 401. Callorhinus ursinus (L.) (Pelzrobbe). Alte Bullen mit ihrem Harem. Photographie von D. Starr Jordan.

Tausenden ihre eigenen Jungen herauszufinden. Dabei soll sie der Schrei des Tieres und vielleicht auch dessen Geruch leiten. Die Jungen wollen an allen Müttern saugen, werden aber nur von der eigenen zugelassen. Bald nach erfolgter neuer Begattung verläßt die Mutter ihr Kind, welches ganz gut tagelang ohne Nahrung aushalten kann, für immer längere Zeiten. Sie geht dann ins Meer, um sich Nahrung zu fischen, und bleibt dabei oft bis zu einer Woche abwesend. Da die Tiere in so ungeheuren Massen auf den Inseln versammelt sind, so nehmen die Fische und Cephalopoden mit der Zeit in der Nachbarschaft der Inseln sehr stark ab, was die Kühe zu großen Exkursionen zwingt, die sie oft dreißig bis dreihundert Kilometer vom Lande wegführen.

Die Jungen sind sehr lange, 3—4 Monate, von der sie säugenden Mutter abhängig. Allmählich werden sie von den Kühen zum Wasser geführt, auch im Maul ins Wasser getragen und lernen da schwimmen und Beute fangen. Da sie im Juni oder Juli geboren werden, so bleiben sie bis Mitte November auf den Inseln.

Wenn alle Kühe gedeckt sind, dann erfolgt die Auflösung des Harems. Die großen Bullen beginnen von August bis Oktober von den Inseln abzureisen. Sie sind dann ganz schwach und mager, kehren aber im nächsten Mai ebenso fett und stark wie im Jahre vorher zurück. Nach Auflösung der Harems vereinigen sich die Junggesellen mit den Kühen und Jungen zu großen Herden. Vereinigt bleiben sie noch bis Mitte oder Ende November auf den Inseln. Wenn sie dann alle aufgebrochen sind, sind es meist einige von den Junggesellen, die noch als letzte auf den Inseln gefunden werden. Die Junggesellen und Weibchen wandern viel weiter nach Süden als die alten Bullen, welche stets in den Gewässern der Küsten von Alaska bleiben. Jene erscheinen im Dezember oder Januar an den Küsten von Kalifornien. Alle bleiben sie aber stets weit (etwa 50 km) vom Land entfernt.

Man hat durchaus den Eindruck, daß die Inseln die eigentliche Heimat der Pelzrobben sind, von denen sie nur durch Futtermangel und kaltes, stürmisches Klima vertrieben werden.

Ähnliche Formen, wie die Robben der Galapagosinseln, wandern gar nicht; diejenigen

von Patagonien und Feuerland führen nur kleine Wanderungen in der Umgebung aus. Die Pelzrobben der Pribilofinseln bleiben in manchen milden Wintern das ganze Jahr auf den Inseln und in ihrer unmittelbaren Umgebung. Normalerweise halten sie sich aber nur acht Monate dort auf.

Ich habe die Schilderung des Lebens der polygamen Pelzrobbe etwas ausführlich gehalten, weil eingehende Beobachtungen über das Eheleben von Säugetieren in der Literatur sehr selten sind. Bei manchen polygamen Huftieren scheinen aber ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei den Pelzrobben. Von den meisten Tierarten wissen wir aber noch sehr wenig über Geschlechts- und Familienleben. Bei den Elefanten finden wir Herden von 30 bis 50 Stück, Alte und Junge, Männchen und Weibchen. Die Führung in der Herde hat, wie bei den meisten Huftieren, ein altes Weibchen; doch dominiert, wie das besonders vom indischen Elefanten genauer bekannt ist, ein altes Männchen, das durch Kampf seine Stellung behauptet und wohl alle oder doch die meisten Weibchen der Herde deckt.

Polygam sind auch die Kamele, Lamas, Huanakos, Vikunas, ebenso sämtliche Wildschafe, Steinböcke und Wildziegen. Bei Schafen und Ziegen sind es fast immer alte Männchen, welche mit kleinen Rudeln von Weibchen, aber nur während der Brunstzeit und höchstens ein wenig über dieselbe hinaus, umherziehen und alle fremden, jungen Männchen durch Kämpfe abweisen. Auch unter den Rindern ist Polygamie die Regel, dabei ist aber zu bemerken, daß bei ihnen in der Regel Männchen und Weibchen gesonderte Herden bilden, und daß nur zur Paarungszeit die Männchen sich mit einem Rudel von Weibchen umgeben. Bei den großen Antilopen sind die Verhältnisse meist ähnliche wie bei den Rindern, während die kleinen Antilopenarten sehr vielfach in Monogamie zu leben scheinen. Ganz ähnlich steht es bei den Hirschen, bei denen die kleinen Zwergformen, wie die Spießhirsche, ebenso wie die nahe verwandten Moschustiere, paarweise leben, während die Rehe meistens in kleinen Rudeln vorkommen, welche aus einem Bock mit 2—3 Geisen bestehen. Doch ist es bekannt, daß bei den Rehen meist der Bock längere Zeit mit einem einzelnen Weibchen sich zusammenhält. Vom Pampashirsch in Südamerika wird angegeben, daß er bald paarweise, bald in kleinen Rudeln lebt. Bei den großen Hirscharten sind meist die Männchen den größten Teil des Jahres von den Weibchen getrennt, nur zur Brunstzeit bilden sie sich ihren Harem. So leben auch der Wapiti, der virginische Hirsch, und die größeren Hirscharten der Tropen, wie Schweinshirsch und Aristoteleshirsch. Von den Sirenen soll das Dujong meist paarweise angetroffen werden; unter den Raubtieren wird von Wölfen, Füchsen und Bären angegeben, daß sie vielfach in Paaren die Fortpflanzungszeit und zum Teil eine gewisse Zeit darüber hinaus verleben. Für die Affen und selbst die Menschenaffen scheint dagegen festzustehen, daß sie stets in Polygamie leben. Auch bei ihnen erkämpfen sich die alten Männchen eine Anzahl Weibchen und treiben die jungen Männchen immer aus ihrer Nähe weg. Es gibt zwar Angaben, welche zu beweisen scheinen, daß Schimpansen und Gibbons monogam sind. Mir sind sie etwas zweifelhaft, weniger beim Schimpansen als bei den Gibbons, welche in Familienherden leben und somit wohl ähnlich wie die anderen Affen polygam sein werden. Nähere Angaben über die Beziehungen der Geschlechter finden sich in dem Kapitel über Familienleben und Herdenbildung weiter unten.

3. Geschlechtsreife.

Sehr viele wirbellose Tiere sind geschlechtsreif, sobald sie ihre Entwicklung abgeschlossen haben. Oft sind die Geschlechtsorgane die letzten Organe, welche zur vollkommenen Ausbildung gelangen, obwohl sie embryonal meist sehr früh angelegt werden bzw. das für sie

bestimmte Zellmaterial von den übrigen Embryonalzellen abgesondert wird. Es wäre aber unrichtig, anzunehmen, daß die wirbellosen Tiere, wenn sie geschlechtsreif geworden sind, d. h. wenn ihre Geschlechtsorgane voll entwickelt und funktionsfähig sind, nicht mehr wachsen und sich auch sonst nicht mehr körperlich verändern.

Ein frühzeitiges Eintreten der Fortpflanzungsfähigkeit ist vielmehr bei nicht wenigen Arten von wirbellosen Tieren als mehr oder weniger regelmäßige Erscheinung beobachtet worden. Chun hat z. B. feststellen können, daß die Larven gewisser Rippenquallen (Ktenophoren), und zwar die sog. Mertensiastadien von Eucharis multicornis (Abb. 402) und Bolina hydatina zur Reife gelangen, d. h. entwicklungsfähige Geschlechtsprodukte hervorbringen können. Wenn sie herangewachsen sind und ihre Metamorphose vollendet haben, treten sie von neuem in eine Periode der Produktion von Geschlechtsstoffen ein. Die gleichen Individuen waren also schon als Larven geschlechtsreif und werden es wieder als ausgebildete Tiere. Ähnliches konnte ich vielfach bei dekapoden Krebsen beobachten. Diese Tiere brauchen oft eine ganze Reihe von Jahren, ehe sie ganz erwachsen sind. Im dritten oder vierten Jahre haben sie aber oft nach vollendeter Metamorphose und ausgiebigem Wachstum schon Fortpflanzungsfähigkeit, obwohl sie oft noch gar nicht alle Charaktere, wie z. B. Panzerskulpturen u. dgl., ausgebildet haben, welche für die Spezies charakteristisch sind. Es können Krabben geschlechtsreif sein, die noch einen Teil des larvalen Stachelkleides tragen. Auch unser Flußkrebs kann schon im dritten Lebensjahre Eier bzw. Sperma hervorbringen. Bei den nicht ganz erwachsenen Weibchen kann man leicht feststellen, daß die Zahl der an den Hinterleibsfüßen transportierten Eier viel geringer ist als bei den ganz ausgewachsenen. Für Crustaceen überhaupt ist charakteristisch, daß sie nach erfolgter Geschlechtsreife noch wachsen und sich regelmäßig häuten. Besonders häufig läßt sich bei niederen Tieren nachweisen, daß sie in die Fortpflanzungstätigkeit eintreten, ehe sie die für die betreffende Art normale Körpergröße erlangt haben. So wachsen auch fast alle Mollusken noch regelmäßig weiter, wenn sie schon die Geschlechtsreife erlangt haben. Dasselbe gilt auch für viele Wirbeltiere, besonders für Fische, Amphibien und Reptilien, während bei Vögeln und Säugetieren nach der Geschlechtsreife kein starkes Wachstum mehr zu erfolgen pflegt. Immerhin machen in dieser Beziehung viele Fische, Amphibien und Säugetiere eine Ausnahme. Auch Schildkröten wachsen viele Jahre nach erlangter Geschlechtsreife weiter. Unter den Säugetieren gilt dies vor allem für Hirsche und andere Huftiere, doch auch für Raubtiere und Affen; auch der Mensch wächst nach den Pubertätsjahren noch relativ stark.

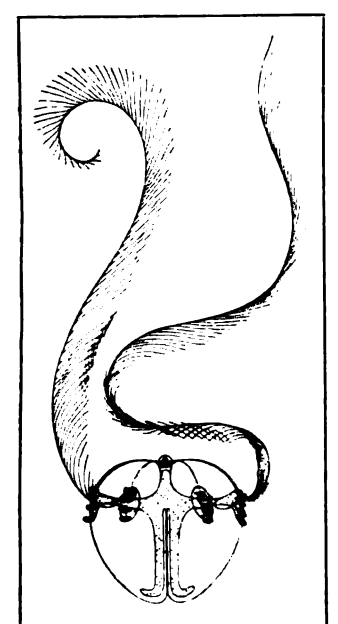


Abb. 402. Mertensiastadium von Eucharis multicornis. Die punktierten Ovale bei den Rippenfeldern sind die larvalen Geschlechtsorgane. Vergr. Nach Chun.

Im großen und ganzen dürfen wir aber doch sagen, daß ein enger Zusammenhang zwischen Wachstum und Fortpflanzungsfähigkeit besteht. Meist tritt letztere nicht ein, ehe ersteres zum größten Teil abgeschlossen ist. Das ist bei vielen kleinen und niedrigen Tierformen schon nach sehr kurzer Zeit — vom Moment der Befruchtung ab gerechnet — der Fall. Bei Tieren, welche sich mehrmals fortpflanzen, pflegt die Menge der Geschlechtsprodukte bei den ersten Fortpflanzungsperioden zuzunehmen, um später wieder zurück-

zugehen. Alte Tiere bringen immer weniger Geschlechtsprodukte hervor und können schließlich ganz steril werden.

Bei vielen niederen Tieren fällt der Moment der Geschlechtsreife mit dem des Ausgewachsenseins zusammen. Bei den Insekten, besonders den niederen Formen, ist das Tier beim Abschluß der Metamorphose geschlechtsreif. Nach dem Verlassen der Puppenhülle wächst ja ein Insekt nicht mehr, und Häutungen finden nicht mehr statt. So haben wir schon Fälle erwähnt (S. 432), aus denen hervorgeht, daß viele Schmetterlinge, besonders Eulen, Spinner, Spanner und andere niedere Gruppen, sogleich nach dem Verlassen der Puppenhülle sich begatten können. Entsprechendes gilt für viele andere Insekten, auch für solche mit unvollkommener Metamorphose. Diese Formen haben auch im Moment des Ausschlüpfens aus der Puppe bzw. aus der letzten Häutung schon alle sekundären Geschlechtsmerkmale fertig ausgebildet.

Die beifolgende Tabelle (S. 482—485) läßt einige Regeln über das Alter der Geschlechtsreife erkennen. Wir sehen aus ihr, daß im allgemeinen bei gleicher Organisationshöhe kleine Tiere früher geschlechtsreif werden als große. Doch gilt diese Regel nicht allgemein. So sind z. B. die Insekten mit sehr langer Entwicklungszeit, wie die aufgeführten Käferarten und die Cicada septemdecim, nicht gerade die größten Vertreter ihrer Ordnungen. Eine größere Regelmäßigkeit läßt sich in der Abhängigkeit der Geschlechtsreife von den allgemeinen Lebensverhältnissen der betreffenden Tierarten erkennen. So sehen wir Tiere, deren Lebensperiode kurz, deren Aufenthaltsort z. B. durch ein baldiges Austrocknen bedroht ist, wie z. B. Rädertierchen, Cladoceren, Tardigraden, rasch die Entwicklung bis zur geschlechtlichen Fortpflanzung durchlaufen, während ihre in großen Seen lebenden Verwandten erheblich länger zu ihrer Entwicklung brauchen.

Temperatur und Nahrung beeinflussen ebenfalls die Erreichung der Geschlechtsreife in hohem Grade. Bei hohen Temperaturen wird die gleiche Tierart rascher geschlechtsreif als bei tiefer. Bekannt ist das ja z. B. vom Menschen in den Tropen. Ebenso beschleunigt starke Ernährung, auch mit besonderen Arten von Nahrungsstoffen, den Eintritt der Reife. Bei den Weibchen der Stechmücken reifen die Eier in den Ovarien überhaupt erst dann und nur dann heran, wenn das Tier vorher Blut gesaugt hat. Vorzeitige Reifung, Neotenie und die eigenartigen mit diesen Phänomenen zusammenhängenden Tatsachen sind im ersten Band, S. 589, dargestellt.

Schließlich muß hervorgehoben werden, daß sowohl sehr übermäßige Ernährung als auch zum Teil nicht genauer analysierte Einflüsse der Gefangenschaft bei Tieren, die der Mensch in Käfigen oder sonstigen Behältern zu züchten versucht, den Eintritt der Geschlechtsreife dauernd verhindern können.

Bei vielen Tieren tritt die Geschlechtsreife im männlichen und weiblichen Geschlecht zu verschiedener Zeit ein. Im ersten Band, S. 505, wurde diese Erscheinung schon für die zwittrigen Tiere besprochen. Es wurde dort gezeigt, daß durch verschiedenzeitige Reifung der Geschlechtsprodukte ein Zwitter zeitweise in der Funktion reines Männchen, zeitweise Weibchen sein kann. Aber auch bei den getrenntgeschlechtlichen Tieren finden wir analoge Unterschiede, welche offenbar dieselben Ursachen und Zwecke haben. Besonders charakteristisch ist die Proterandrie, das Erscheinen der Männchen vor den Weibchen, bei vielen einjährigen Insekten. Man kann es bei Fliegen, Schmetterlingen, Bienen leicht beobachten. Schon früher (S. 432) haben wir die Fälle erwähnt, in denen Schmetterlingsmännchen, oft in größeren Scharen, das Ausschlüpfen der noch in den Puppenhüllen steckenden Weibchen ungeduldig erwarten. Ähnliches ist vor allem bei den solitären Bienen als regelmäßige Er-

scheinung zu beobachten. An einer Lehmwand, die von den Bruthöhlen einer Osmiakolonie erfüllt ist, kann man im Frühling oft schon vier Wochen vor den Weibchen die Männchen umherschwärmen sehen. Sie tanzen im Sonnenschein vor der Lehmwand auf und ab, halten sich vor den verstopften Löchern, in denen die Weibchen noch in der Puppenhülle schlummern, auf, suchen die ganze Wand nach solchen ab und sind bereit, sich auf das erste erscheinende Weibchen zu stürzen. Die gleiche Erscheinung tritt uns bei Raubwespen und manchen Schlupfwespen (vgl. S. 432) entgegen.

Auch bei vieljährigen Tieren sehen wir nicht selten das eine Geschlecht, und zwar meist das männliche, früher geschlechtsreif werden als das andere. So wird z. B. der junge Lachs im männlichen Geschlecht als Sälmling schon im zweiten Jahre noch im Süßwasser laichfähig. Bei der Seeforelle (Salmo lacustris L.) werden die Männchen schon auf der zweiten, die Weibchen erst auf der dritten der unterschiedenen fünf Entwicklungsstufen laichreif. Bei der amerikanischen Krabbe Collinectes sapidus wird dagegen das Männchen erst im vierten, das Weibchen schon im dritten Sommer geschlechtsreif. Und bei der Bienenkönigin dauert die Entwicklung nur 16 Tage, während sie bei der Drohne 24 Tage erfordert.

Es sei hier noch auf eine bemerkenswerte Tatsache hingewiesen, welche uns zum Verständnis später zu erörternder Gewohnheiten der Tiere, z. B. der Zugvögel, von Wichtigkeit sein wird. Viele junge Tiere führen schon zu einer Zeit, in der sie noch nicht geschlechtsreif sind, also noch keine reifen Geschlechtszellen in ihren Geschlechtsorganen aufweisen, Bewegungen und Handlungen aus, welche durchaus an diejenigen der Brunstzeit erinnern. Man kann junge Hähne, vor allem aber junge Hunde, Stierkälber, männliche Füllen die Weibchen ihrer Art besteigen, Begattungsbewegungen usw. ausführen sehen. Zum Teil sind solche vergebliche Versuche als Probierbewegungen zu deuten; jedes Tier führt solche gelegentlich scheinbar zwecklos mit seinen Organen aus. Wir haben von diesen Probierbewegungen schon öfters gesprochen. Zum Teil dürfen wir aber auch annehmen, daß diejenigen Stoffe (Hormone, vgl. Bd. I, S. 762 und weiter unten S. 493), welche die definitiven Brunstgewohnheiten der geschlechtsreifen Tiere bedingen, auch bei den unreifen Individuen während des Wachstums der Geschlechtsorgane erzeugt werden, in den Körper austreten und spezifische Wirkungen auslösen.

Entwicklungsdauer bis zur Geschlechtsreife.

Art	Zeit	Bemerkungen
Turbellarien		
Mesostomum Ehrenbergi	2—3 Wochen	aus Sommerei
	3—4 „	aus Winterei
Rotatorien		
Hydatina senta	1—2 Tage	bei 18—24° C
	4—6 „	bei 7—14° C
Bandwürmer ab Finnenstadium		
Taenia solium	unter 11—12 Wochen	
T. coenurus	„ 3—4 „	
Bothriocephalus latus	3—4 Wochen	
Trematoden	ca. ½ Jahr	
Nematoden		
Rhabditis aberrans Kr.	Spermienbildung 9. Tag	(Krüger)
	Eireife 10.—11. Tag	
Erdnematoden (Rhabditis)	3, 4—7 Tage	(Maupas, Potts)
Ancylostoma	ca. 5 Wochen	(Looss)
Ascaris lumbricoides	9—10 Wochen	

Art	Zeit	Bemerkungen
Daphniden		
D. pulex	Weibchen aus Winterei 18—19 Tage	(Weismann)
	Jungfernweibchen 12 Tage	aus Winterei
Kopepoden	Wochen und Monate	(Scheffelt)
Asellus aquaticus	ca. 6 Monate	
Gammarus pulex und fluviatilis	3 Monate	
Flußkrebs	3 Jahre	
Hummer	5 „	
Krabben (Callinectes sapidus)	♂ im 4. Sommer	
	♀ im 3. „	Begattung; jedoch Eiablage erst
Spinnen	1 Jahr	1 Jahr später
Insekten		
Blatta orientalis	4 Jahre	
Libellen	1—2 Jahre	
Eintagsfliegen	½—3 Jahre	
Heuschrecken		
Käfer		
Cerambyx heros	3—4 Jahre	
Saperda populnea	2 Jahre	(Boas)
Andere Bockkäfer	4—5 Jahre	
Hirschkäfer	5 Jahre	
Maikäfer	3—4 Jahre	
Dipteren	oft wenige Wochen, 8—20 Tage	
Musca vomitoria	4 Wochen	
Schmetterlinge	oft wenige Wochen	
Bombyciden	1—2 Jahre,	
Hymenopteren	½—1 Jahr	
Bienenkönigin	16 Tage	
Drohne	24 „	
Bienenarbeiterin	20 Tage	
Blattläuse	ca. 10 Tage	
Lymnaeus stagnalis	3—6 Monate	
Landschnecken (Helixarten)	ca. 1 Jahr	
Nacktschnecken		
Amalia marginata	8—10 Monate	
Limaxarten	8 Monate	
Muscheln		
Austern	2—3 Jahre	(Moebius)
Fische		
Aale	♂ 4 Jahre; ♀ 5—7 Jahre	Italien (Bellini)
	♂ 4½—6½, selten bis 8½ J.; ♀ 6½—8½ Jahre	Dänemark (Gemzoe)
Forellen	2—4 Jahre	
Lachs	mindestens 3 Jahre	
Blaufelchen	3 Jahre	Bodensee
Hering		
Frühjahrshering der Schley	3—4 Monate	
Herbsthering der westl. Ostsee	7—8 „	
Fundulus gularis Boul.	3 Monate	nach Erfahrungen der Aquarienliebhaber
Rivulus ocellatus Hens.	6 „	
Poccilia vivipara Bl. u. Schn.	2—3 Monate	
Ctenops vittatus Cuv. u. Val.	3—4 „	
Macropodus cupanus C. u. V.	2—3 „	

Art	Zeit	Bemerkungen
Gambusia affinis G. u. B.	ca. 1 Jahr	
Gambusia bimaculata Heck.	ca. 6 Monate	
Haplochilus chaperi Sauv.	ca. 2 „	} nach Erfahrungen der Aquarienliebhaber
Tetrodon cutcutia Ham. Buch.	2 Jahre	
Gobiide (Latrunculus pellucidus)	10 Monate	
Amphibien	3—5 Jahre	
Rana esculenta	3—4 „	
R. temporaria	3—4 „	
Triton	2—3 „	
Reptilien	ca. 1—4 Jahre	
Vögel	ca. 1—4 Jahre	
Singvögel	1 Jahr	
Hühnervögel	2 Jahre	
Raubvögel große	3 „	
„ kleine	2 „	
Strauß	3—4 Jahre	
Paradiesvögel	3 Jahre	
Möven (Lachmöven)	ab 21 Monate	(nach Forel)
Entenvögel	$1^3/_4$—2 Jahre	
Säugetiere	meist ca. 1 Jahr	
Beuteltiere: große Känguruhs	1—2 Jahre	
„ kleine Arten	6 Monate — 1 Jahr	
Insektivoren	ca. 1 Jahr	
Fledermaus	ca. 1 „	
Nager		
Mäuse	6 Wochen	
Ratten	6 Monate	
Hasen	1 Jahr	
Kaninchen	5—8 Monate	
Meerschweinchen	3—4 „	
Biber	2—3 Jahre	
Raubtiere		
Haushunde	1—$1^1/_2$ Jahr	
Bären (brauner Bär)	6 Jahre	
Löwen und Tiger	3—5 Jahre	
Kleine Katzen einschl. Leopard und Luchs	$1^1/_2$—3 Jahre	
Wiesel, Marder, Iltis	$^3/_4$—$1^1/_2$ Jahr	
Pelzrobben	4 Jahre	vgl. aber S. 476
Huftiere (kleine Arten)		
Flußpferd	5—6 Jahre	
Schwein	$1^1/_2$—2 „	
Schafe	1—2 „	
Ziegen	1—2 „	
Rind	2 „	
Antilopen kleine	1—$1^1/_2$ „	
„ große	3—4 „	(Elen)
Hirsche	2 „	
Giraffe	6—7 „	
Kamele	3 „	
Elefanten	20—24 „	
Nashorn	ca. 8 „	
Pferd	3—4 „	
Esel	ca. 3 „	

Art	Zeit	Bemerkungen
Zebra	3—5 „	
Wisent } Büffel }	2—3 Jahre	
Affen		
Menschenaffen	8—12 „	
Paviane, Mandrills	8—12 „	
Makaken	5—6 „	
Krallenäffchen	2—3 „	

4. Geschlechtsperiodizität und Brunst.

Die Fortpflanzung vollzieht sich bei den Tieren periodisch. Meist sehen wir in einer Gegend die sämtlichen dort lebenden erwachsenen Individuen einer Tierart etwa gleichzeitig in die Fortpflanzungsperiode eintreten. Fast stets können wir einen engen Zusammenhang zwischen dem Wechsel der Jahreszeiten und der Fortpflanzungszeit konstatieren. Bei der Mehrzahl der Tiere fällt die Fortpflanzungszeit mit derjenigen Zeit zusammen, welche der sich entwickelnden Brut die günstigsten klimatischen Bedingungen für ihr Fortkommen sichert. Damit steht im Einklang, daß bei denjenigen Tieren, deren Entwicklung lange dauert, die für die Einleitung der Entwicklung notwendigen Begattungsvorgänge bei den Elterntieren entsprechend lange vor der für die Nachkommen günstigsten Zeit erfolgen.

Eine Periodizität der Fortpflanzung, welche durch klimatische Faktoren bedingt ist, läßt sich auch bei denjenigen Tieren nachweisen, deren Entwicklungsdauer sehr kurz ist, indem sie weniger als einen Jahreszyklus oder als die Hälfte desselben umfaßt. Bei sehr kleinen und niederen Tieren ist häufig, wie wir gesehen haben, die Entwicklungsdauer bis zur Geschlechtsreife auf wenige Tage oder Wochen beschränkt. Bei solchen Formen, wie z. B. bei Rotatorien, Würmern, niederen Krebsen, so Kopepoden, Cladoceren und Ostracoden, können im Lauf eines Jahres eine ganze Reihe von Generationen hintereinander erzeugt werden. Insbesondere gilt das für Formen, welche sich, wie die Cladoceren oder die Blattläuse, parthenogenetisch fortzupflanzen vermögen. In solchen Gebieten der Erde, in denen eine günstige, warme oder feuchte, mit einer ungünstigen, kalten oder trockenen Jahreszeit abwechselt, ist meistens auch bei solchen Formen in der ungünstigen Jahreszeit die Fortpflanzungstätigkeit unterbrochen oder doch in erheblichem Maße eingeschränkt. Wir finden bei ihnen vielfach Dauerformen zur Überstehung der ungünstigen Perioden ausgebildet, oder, wie z. B. bei den Rebläusen, sind es besondere Formen mit nicht allzu intensiver Vermehrung, durch welche die Art während der ungünstigen Jahreszeit repräsentiert und erhalten wird. Es ist nicht für alle Tierarten die gleiche Jahreszeit für die Fortpflanzung ungünstig, sondern es gibt eine nicht geringe Zahl von Tieren, welche sich zu derjenigen Jahreszeit fortpflanzen, welche für die Mehrheit ihrer Genossen als die ungünstige bezeichnet werden muß. So pflanzen sich z. B. viele Mollusken der Nordsee, die Brachiopoden Norwegens, die Lachse und Forellen unserer Gewässer und viele andere Tiere im Winter fort. Wir werden später noch davon zu sprechen haben, daß selbst so wärmebedürftige Tiere wie Vögel Winterbrüter sein können. Unsere Kreuzschnäbel lassen über den beschneiten Wäldern ihr Lied erschallen, paaren sich und brüten mitten im Winter wie das auch von den Nestorpapageien Neuseelands berichtet wird. Ja, die großen Pinguinarten des antarktischen Gebietes, wie der Königs- und Kaiserpinguin, haben ihre Fortpflanzungszeit in den eisigsten Monaten des polaren Winters.

Sonst sehen wir aber in der Regel die Tiere in denjenigen Gebieten, in welchen eine

kalte Winterszeit herrscht, mit dem Eintritt des Frühlings zur Fortpflanzung schreiten; über die ganze schöne Jahreszeit finden wir die Fortpflanzungsperioden der verschiedenen Tierarten verteilt. In Gegenden mit extremen Trockenzeiten geben die ersten Regengüsse, welche das feuchte Wetter eröffnen, der Mehrzahl der Tiere das Signal zum Fortpflanzungsgeschäft. In Tropengegenden mit sehr gleichmäßigem Klima, also z. B. in denjenigen Gebieten Südamerikas, Zentralafrikas und Indonesiens, in denen die Oberfläche der Erde von den großen Regenwäldern bedeckt ist, pflanzen sich viele Tierarten während des ganzen Jahres fort. Man kann dann die gleiche Tierart in den verschiedensten Monaten des Jahres bei der Paarung und Eiablage beobachten. So hat z. B. Semon in dem regenreichen, gleichmäßig warmen Tieflandsgebiet von Java festgestellt, daß Reptilien, Vögel und viele kleine Säugetierarten zu allen Zeiten des Jahres in geschlechtsreifem, fortpflanzungsfähigem Zustand sich finden. Dasselbe fand Semper auf den Philippinen für Tiere aus fast allen Gruppen. Vielfach genügen aber in solchen Gebieten geringe Schwankungen in den klimatischen Verhältnissen der verschiedenen Jahresabschnitte, um eine deutlich erkennbare Periodizität der Fortpflanzungserscheinungen herbeizuführen. So haben in tropischen Gebieten Gebirgstiere vielfach eine sehr deutlich erkennbare Fortpflanzungsperiode.

Das Gleichmaß der Temperaturverhältnisse ist auch bei den Meerestieren von beherrschendem Einfluß auf die Reproduktion. Im stets gleichtemperierten Wasser der Tiefsee können wir unter allen Breitegraden Tiere der verschiedensten Gruppen zu allen Zeiten des Jahres fangen, während sie in der Vorbereitung oder in der Abwicklung der Fortpflanzung begriffen sind. So wird es uns nicht verwundern, wenn wir in der nachfolgenden Zusammenstellung erfahren, daß tropische Korallenarten in allen Monaten des Jahres sich fortpflanzen können, und daß ähnliches sogar für manche Tierformen in einzelnen Teilen des Mittelländischen Meeres, z. B. im Golf von Neapel, gilt. Während z. B. die Seeigelarten an den Küsten des Kanals im Mai, in Schottland und der östlichen Nordsee im Juni und Juli eine einzige Geschlechtsperiode im Jahr haben, sind im Golf von Neapel z. T. die gleichen Arten, z. B. Strongylocentratus lividus (Laur.), Echinus microtuberculatus, A. Ag., Arbacia pustulosa (Gray.) und Sphaerechinus granularis (Laur.), während des ganzen Jahres fortpflanzungsfähig. Ähnlich sind in Amerika an der Neuenglandküste die Seeigelarten nur von Mai bis August, an der kalifornischen Küste dagegen das ganze Jahr in Geschlechtsperiode. Im Golf von Neapel haben selbstverständlich auch die Tiefenformen, welche dem Einfluß des warmen Wassers entzogen sind, z. B. Dorocidaris papillata Leske und Centrostephanus longispinus (Phil.), eine unbegrenzte Geschlechtsperiode.

Bei einzelnen Tierarten hat man Saisonrassen nachgewiesen, d. h. Rassen, die obwohl sie im gleichen Gebiet leben, zu verschiedenen Zeiten in die Fortpflanzungsperiode eintreten. Als solche sind z. B. die verschiedenen Frühjahrs- und Herbstheringe nach Heincke zu bezeichnen, welche wie diejenigen der westlichen Ostsee oder von Bohuslän die einen im April, die andern im Spätherbst laichen, vgl. Tabelle S. 483 und S. 526.

In dem vorigen Abschnitt, in welchem wir das Alter, in dem die Geschlechtsreife bei den Tieren eintritt, besprachen, haben wir erfahren, daß es einjährige Tiere gibt, welche nur etwa ein Jahr lang leben, um in dessen für sie günstiger Hälfte zur Fortpflanzung zu schreiten und kurz nach derselben zu sterben. Wir haben gesehen, daß z. B. viele unserer einheimischen Insekten in diesem Sinne als einjährige Tiere zu bezeichnen sind. Die ungünstige Jahreszeit überdauern sie meist in einem Ruhezustand, um entweder fertig entwickelt oder als jugendliche Individuen in die gute Jahreszeit einzutreten. Früher oder später in derselben gelangen sie zur Fortpflanzung, nur ihre Nachkommen erhalten die

Übersicht über die Fortpflanzungs- bzw. Brunstzeiten einer Anzahl von Tierformen.[1])

Art	Vorkommen	Zeit
Sagartia troglodytes	Schottland	von März ab
Actinia mesembryanthemum	Schottland	von Februar ab
Korallen		
Xenia	Tropen (nach Pratt)	ganzes Jahr
Sarcophytum	"	"
Holophytum	"	"
Sclerophytum	"	"
Alcyonium digitatum	Nordeuropa (nach Ashworth)	1 Monat im Winter
Ctenophoren	im Norden	im Sommer
	Mittelmeer	ganzes Jahr
Turbellarien		
Bdellocephala punctata		Dez., Jan.—April
Planaria alpina		Okt.—Mai
Dendrocoelum lacteum	im Rhein bei Basel (nach Breßlau u. Steinmann)	das ganze Jahr
Planaria lugubris	im Rhein bei Basel (nach Breßlau u. Steinmann)	ganzes Jahr, aber hauptsächlich Frühling u. Sommer.
Planaria gonocephala	im Rhein bei Basel (nach Breßlau u. Steinmann)	ganzes Jahr, aber hauptsächlich Frühling u. Sommer.
Marine Turbellarien	Mittelmeer (nach Lang).	ganzes Jahr
Freilebende Nematoden		ganzes Jahr, vorwiegend warme und feuchte Zeit
Regenwürmer	Deutschland	Frühsommer
Echinodermen		
Arbacia pustulosa	Neapel	ganzes Jahr
Stongylocentratus lividus	Nordfrankreich, Südengland	Mai—Juli
Sphaerechinus granularis	Nordfrankreich, Südengland	Mai—Juli
Echinus microtuberculatus	Nordsee, Sylt, Schottland	Juni—Juli
Crustaceen		
Kopepoden		ganzes Jahr
Cyclops viridis		"
Ostracoden		"
Asellus		ganzes Jahr, vorwiegend Frühling
Stenopus hispidus	Nordkarolina	ab April, Bahamas ganzes Jahr
Hummer		Sommer
Flußkrebs	Deutschland u. Frankreich	November. (Januar in England)
Crangon crangon	Nordsee	ganzes Jahr
Callinectes sapidus	in Texas	Mai u. Juni, weiter nördlich bis August
Insekten		
Phryganiden	Deutschland	Mai—August
Libelluliden	"	meist Juli—August
Ephemeriden	"	Mai—Oktober
Schmetterlinge	"	Sommer
jedoch Frostspanner	"	Winter
Blattläuse	"	abhängig von Temperatur
Peripatus	Afrika	tropische Formen ganzes Jahr, Kapform April—Mai
Mollusken		
Nudibranchia	Nordsee	Januar—April
Patella	Triest	Oktober—Dezember
Purpura lapillus	Mittelmeer	ganzes Jahr, hauptsächl. im Winter

[1]) Genauere Angaben über die Fortpflanzungszeiten mariner Tiere gibt für den Golf von Neapel Lo Bianco, für den Golf von Triest Greeffe.

Art	Vorkommen	Zeit
Litorina	Mittelmeer	ganzes Jahr
Buccinum undatum	„	Okt.—Mai
Unio Anodonta	Deutschland	Januar—Februar, Glochidien verlassen den Wirt April—Mai, z. T. auch April, selten September und Oktober.
Paludina Lymnaeus Planorbis		ganze warme Jahreszeit
Helix pomatia		Mai—Juni
Echinodermen		
Echinus esculentus	Insel Man, Schottland	Juni
Verschiedene Arten	Neapel	ganzes Jahr
Amphioxus	Neapel	Mai—Oktober
Fische		
Haie	alle Ozeane	ganzes Jahr
Lachs	Deutschland	November
Forelle	Mitteleuropa	Dezember
Stint (Osmerus eperlanus)	Unterlauf der deutschen Flüsse	Mai
Blaufelchen	Bodensee	November
Stichling	Süddeutschland	April
Bitterling		„
Karpfen	Mitteldeutschland	Mai—Juni
Semotilus atromaculatus	Süd-Michigan	April, Mai vgl. S. 486
Heringe	Nord- u. Ostsee	ganzes Jahr
z. B. Frühjahrshering	Schley	April—Mai
Herbsthering	Fehmarn	Sept.—Nov.
Schollen	Nordsee	Januar—Februar
Polypterus	Senegambien	Beginn d. Regenzeit: Juni—Sept.
Ceratodus	Nord-Queensland	Beginn d. Regenzeit: Sept.—Okt.
Lepidosiren	oberes Paraguaygebiet	nach dem Erwachen aus dem Sommerschlaf
Protopterus	Senegambien	
Amphibien		Frühling. Beginn der Regenzeit. Abhängigkeit v. Temperatur u. Feuchtigkeit. Nicht nur zyklisches Auftreten, sondern auch Abhängigkeit v. äuß. Einflüssen
Rana temporaria	Deutschland	März—April
Rana esculenta	„	Mai—Juni
Molge cristata	„	April
Reptilien		meist Beginn bis Mitte der günstigen Jahreszeit
Lacerta agilis	„	Mai
„ viridis	Süddeutschland	Mai—Juni
„ muralis	Südtirol	April—Mai
„ vivipara	Süddeutschland, Alpen	Juni—Juli
Anguis fragilis	Deutschland	Mai
Vipera berus	„	April—Mai
Tropidonotus natrix	„	Ende Mai—Anfang Juni
Coronella laevis	Deutschland, Österreich	April—Mai
Emys orbicularis	„	Mai
Vögel	nördliche Erdhälfte	Frühling und Sommer
Singvögel	Deutschland	„ „ „
Kuckuck	„	Mai

Art	Vorkommen	Zeit
Storch	Deutschland	April—Mai
Möven		April—Juni
Schwan		Ende April—Anfang Mai
Wildente		Mai
Kreuzschnabel	Deutschland	Dezember—Januar
Königspinguin Kaiserpinguin	} Antarktis	Kälteste Wintermonate
Strauß (afrikan.)	{ Südafrika Nordafrika	Juli—September (dort Winter) Januar—Februar (kurz vor Beginn des Frühlings)
Rhea darwini	Argentinien	Mai
Beuteltiere		
Dasyurus viverrinus	Australien	Mai—August
Phascolarctus cinereus	Nord-Queensland	Oktober—Mitte Nov. (n. Semon)
Insektenfresser		
Spitzmaus	Mitteleuropa	April—November
Igel	"	März—Juli
Maulwurf	"	März—April
Nager		
Lepus cuniculus		Februar—Mai
Eichhörnchen	"	Mai
Meerschweinchen	"	ganzes Jahr
Mus(musculus, rattus, decumanus)	"	etwa Januar—Juni
Raubtiere		
Wolf	Rußland	Ende Dezember—Mitte Januar
Schakal	Nordafrika	Frühling
Canis Azarae	Brasilien	Winter
Fuchs	Deutschland	Mitte Februar
Bär	Mitteleuropa	Mai—Juni
Wildkatze	"	März
Eisbär	Spitzbergen	Juli
Haushund	Mitteleuropa	Februar und September
Dachs	Deutschland	Juli (Geburt April)
Robben		
Klappmütze	Nordmeer	Juni—Juli
Pelzrobbe	Pribilofinseln	Mai—Juli
Waltiere		
Wale		offenbar keine bestimmte Zeit
Delphine	Nordsee	zwischen Juni und Oktober
Huftiere		
Giraffe	(Tiergarten)	März—April
Dromedar	Norden von Afrika	Januar—März
Trampeltier	Zentralasien	Februar—April
Huanaco	Peru	August—September
Steinbock	Alpen	Januar
Ibex hispanicus	Sierra Nevada	Anfang November
Capra tragelaphus	Nordafrika	November
Hausschaf	England	November, Dezember
Merinoschafe	Kap Kolonie	April (= unserem Oktober), im Bergland Mai
Ovis musimon	Korsika, Sardinien	Dezember, Januar
Ovis ammon	Zentralasien	August—Oktober, November
Ovibos	Grönland	Ende August
Yak	Zentralasien	September

Art	Vorkommen	Zeit
Wisent	Rußland	August—September
Bison	Nordamerika	„ „
Kaffernbüffel	Trop. Afrika	verschiedene Monate
Bos arni	Indien	je nach Verbreitung April, Mai
Antilope cervicapra	„	ganzes Jahr
Antilope gutturosa		Anfang Dezember
Gazella dorcas	nördlich vom Äquator	
Elenantilope		stets
Gemse	Deutschland	Mitte November—Anfang Dezbr.
Antilocapra	Nordamerika	September—Oktober
Elch	Ostseeprovinzen	Ende August
	Nordasien	September—Oktober
Renntier	Norwegen	Ende September
Dammhirsch	Deutschland	Mitte Oktober
Hirsch	Mitteleuropa	Anfang Septbr.—Mitte Oktober
Reh	„	August—September
Wildschwein	„	Ende November—Januar
Dujong	Rotes Meer	Winter

Art bis in die nächste Jahreszeit hinein, während sie selbst beim Abschluß ihres Sommers nicht mehr leben. Auch unter den einjährigen Tieren gibt es solche, für welche die günstige Jahreszeit der Winter ist. Wir werden im zweiten Buch in dem Kapitel über die Temperatureinflüsse von Winterinsekten hören, deren Geschlechtsperiode, überhaupt deren ganze Erscheinungszeit auf gewisse Wintermonate fällt. Solche Tiere sind z. B. die eigentümliche, flügellose Schneefliege (Chionea araneoides) oder der merkwürdige Moosbewohner Boreus hiemalis, die Winterfliege (Trichoptera) u. a.

Den einjährigen Tieren stellen wir die perennierenden gegenüber. Es sind dies diejenigen Tiere, deren Leben mehrere Jahre dauert, welche also den mehrmaligen Wechsel zwischen günstiger und ungünstiger Jahreszeit zu überstehen vermögen. Zu ihnen gehört die große Mehrzahl der größeren Tiere von den niedersten Metazoen an. Im ersten Band, S. 590, sind Angaben über das Lebensalter, welches verschiedene Tierarten erreichen, gegeben. Wir erfahren dort, daß manche Tierformen, selbst so niedrig stehende wie Aktinien, Muscheln, Würmer, ein erhebliches Alter erreichen können. Sie sind fast alle befähigt, während ihres langjährigen Lebens mehrmals, vielfach sogar sehr häufig Geschlechtsperioden durchzumachen und sich regulär fortzupflanzen.

Als solche perennierende Tiere mit mehreren oder zahlreichen Geschlechtsperioden nenne ich die Spongien, Aktinien, Korallen, Regenwürmer, viele polychäte Anneliden, Schnecken, Muscheln, Tintenfische und die Mehrzahl der Wirbeltiere von den Fischen bis zu den Säugetieren. Manche perennierenden Tiere kommen nur alle zwei Jahre zu einer wirksamen Brunst, da sie zum Teil eine über ein Jahr dauernde Tragzeit haben. Ähnliches kommt schon bei Wirbellosen vor, so trägt ein weiblicher Hummer die in einem Jahr produzierten Eier bis zum nächsten Jahr an seinem Abdomen (etwa acht Monate); infolgedessen pflanzt er sich jedesmal im zweiten Jahr nicht fort. Größere Säugetiere, wie Wale, Walrosse, und große Huftiere, wie Kamele, Yaks (13 Monate), wahrscheinlich Moschusochsen, Giraffen, Elefanten (22 Monate), werden durch die lange Tragzeit über eine Brunst hinweggeführt. Doch hören wir weiter unten von Ausnahmen von dieser Regel. Bei den Walen handelt es sich nicht nur um die lange Tragzeit, welche etwa zwölf Monate dauert, sondern auch um die etwa ein Jahr währende Säugung der Jungen; so auch beim Walroß, dessen Tragzeit ebenfalls ein Jahr ist, während das Säugen sich über volle zwei

Jahre erstreckt. Daher kommt dies Säugetier in der Regel nur alle drei Jahre zur Fortpflanzung.

Diesen Tieren stehen jene gegenüber, welche mehrere Jahre bis zur Erreichung der Geschlechtsreife brauchen, dann aber nur ein einziges Mal zur Fortpflanzung gelangen, um darauf zu sterben. So sind bekanntlich nicht wenige Insektenarten **zweijährig**, indem sie erst während der zweiten günstigen Jahreszeit ihre Larvenentwicklung abschließen und zur Fortpflanzung kommen. Eine ganze Anzahl größerer Schmetterlingsarten braucht zwei Jahre, ehe der Imagozustand erreicht wird. Dasselbe gilt auch für eine Anzahl niederer Insekten, so z. B. für gewisse Archipteren. Libellenlarven und Ameisenlöwen bedürfen oft zweier Jahre zur Entwicklung; die Eintagsfliegen bieten eine Reihe von Beispielen für die uns hier beschäftigende Gesetzmäßigkeit. Die Imagines, welche bei diesen Tieren oft nur wenige Stunden sich des Lebens im luftigen Element erfreuen dürfen, um nach vollzogener Fortpflanzung kraftlos zu Boden zu sinken und zu sterben, haben vorher jahrelang als Larven im Wasser gelebt. Eine mehrjährige Entwicklung ist auch bei den Käfern, besonders den größeren Arten unter denselben, sehr verbreitet. So brauchen viele Lamellikornier mehrere Jahre bis zu ihrer Verpuppung Der Maikäfer z. B. verharrt in den meisten Gegenden drei Jahre, in einzelnen Regionen vier im Engerlingszustand. Auf diese Tatsache ist die regelmäßige Wiederkehr der Maikäferjahre zurückzuführen; drei bzw. vier Jahre, nachdem in einem Gebiet die Maikäfer massenhaft aufgetreten waren, erscheinen sie in ihren entsprechend der großen Elternzahl zahlreichen Nachkommen neugeboren wieder. Beim Pappelbock (Saperda populnea), dessen Entwicklung 2 Jahre dauert, kommt es nach Boas zu einer ähnlichen Erscheinung. Wahrscheinlich gilt dasselbe für manche andere große Käferarten. Auch die Zikaden verleben als unterirdisch an den Wurzeln saugende Larven oft eine geraume Zeit unter der Erde, ehe sie als fortpflanzungsfähige Imagines über Tag erscheinen. Eine amerikanische Zikade (Cicada septemdecim) braucht nach den Angaben amerikanischer Entomologen in den Südstaaten 13, in den Nordstaaten sogar 17 Jahre für die Abwicklung der Larvenstadien. Selbst bei höheren Tieren finden sich hier und da ähnliche Erscheinungen. Wir werden im nächsten Kapitel erfahren, daß bei manchen Lachsarten, so den nordwestamerikanischen Oncorhynchusarten, speziell die Männchen nach dem Laichgeschäft sterben. Wenn es auch wohl bis jetzt nicht nachgewiesen ist, daß es sich dabei um Individuen handelt, welche zum erstenmal in die Geschlechtsperiode eingetreten waren, so ist dies doch wohl anzunehmen. Auch von anderen Fischarten wird angegeben, daß sie nur einmal zum Laichen kommen und dann sterben. So z. B. schlüpft der Gobiide Latrunculus pellucidus nach Collett im August aus dem Ei, wächst bis zum Juni oder Juli des nächsten Jahres heran, in welcher Zeit er sich fortpflanzt, um dann alsbald zu sterben. Ebenso scheinen die Flußaale nach dem Laichgeschäft in der Tiefe des Meeres zu sterben; denn sie wandern nicht wieder in die Flüsse, und auch im Meer findet man keine Anzeichen ihres Weiterlebens. Auch die Neunaugen sterben nach vollbrachtem Laichgeschäft. Von höheren Wirbeltieren ist solches meines Wissens nicht bekannt.

Wir haben also gesehen, daß Tiere, welche nur ein Jahr leben, sich innerhalb desselben mehrmals fortpflanzen können. Andererseits haben wir erfahren, daß langlebige Formen mit einmaliger Fortpflanzungstätigkeit ihr Leben abschließen können. Wenn wir daher die periodischen Vorgänge im Geschlechtsleben der Tiere betrachten wollen, so müssen wir eine Einteilung nach anderen Gesichtspunkten treffen als diejenige war, welche durch die Definition der einjährigen und perennierenden Tiere gegeben ist. Wir müssen zwischen **Einbrütern** und **Oftbrütern** unterscheiden. Die einen wie die anderen zeigen beim Eintritt in die Geschlechtsperiode Veränderungen, welche sich auf ihren Körperbau, ihren physiologischen Zustand und

ihr gesamtes Verhalten erstrecken können (vgl. hierzu auch S. 493). In dem ersten Abschnitt dieses Kapitels haben wir diese Veränderungen: die Hochzeitskleider, die besonderen Körperprodukte, die eigentümlichen Gewohnheiten der begattungsreifen Tiere kennen gelernt.

Meist ist das Auftreten dieser Veränderungen von bestimmten Vorgängen im Innern der Tiere begleitet, die aber nicht in allen Fällen zeitlich vollkommen mit der Wahrnehmbarkeit der äußeren Merkmale zusammenfallen. Wir wollen nun in nachfolgendem die betreffenden Vorgänge einer Analyse unterziehen, welche uns manche interessante Einblicke in die Besonderheiten der Fortpflanzungsbiologie der Tiere gewähren wird.

Diese verschiedenen Vorgänge treten uns sowohl bei den Einbrütern als bei den Oftbrütern entgegen. Bei ersteren entwickeln sie sich einmal bis zur Höhe, die Tiere sterben, während sie oft noch im vollen Besitz der in der Fortpflanzungsperiode erworbenen besonderen Eigenschaften sind (vgl. hierzu auch S. 445). In anderen Fällen hat vor dem Tod ein Rückbildungsprozeß eingesetzt. Derselbe ist bei den Oftbrütern die Regel. Allerdings eine Anzahl von Merkmalen, welche schlechthin das geschlechtsreife Tier von dem noch nicht geschlechtsreifen unterscheiden, bleiben auch in solchen Fällen erhalten. So haben stets die geschlechtsdimorphen reifen Männchen der Vögel ein anderes Federkleid als die Weibchen. Die Stimmen der erwachsenen Männchen unterscheiden sich auch im Winter von denjenigen der Weibchen usw., aber nach jeder Fortpflanzungsperiode verliert der männliche Fisch seine Prunkfärbung, der männliche Vogel sein Hochzeitskleid, um es bei Beginn der nächsten Fortpflanzungsperiode wieder anzulegen. Das gleiche gilt für viele die Fortpflanzungsperiode charakterisierenden Eigentümlichkeiten. Nicht alle können aber rückgebildet werden; so wird das bei der ersten Begattung beim Weib zerstörte Hymen nicht wieder ersetzt. Ähnliche Bildungen, d. h. eine von einer Schleimhautfalte umgrenzte Verengerung des Grundes der Vagina, kommen bei Beuteltieren, Nagern, Huftieren, besonders ausgeprägt beim Pferd vor. Bei der weiblichen, gefleckten Hyäne (Hyaena crocuta L.) ist im jungfräulichen Zustand der Urogenitalkanal nach Watson ein ganz enger, eigenartiger Porus der Klitoris, der nach der ersten Geburt eine bedeutende Veränderung, Erweiterung und Verlagerung erfährt. Beim weiblichen Maulwurf ist gar die Vagina vollkommen zugewachsen und bildet eine Öffnung Ende März, beim Eintritt der Brunstzeit.

Das, was wir als Gesamtheit eine Fortpflanzungsperiode nennen wollen, zerfällt in eine Anzahl von Einzelvorgängen, von denen die Reifeerreichung der Geschlechtsdrüsen die wichtigste ist. Es treten an den Hoden und Eierstöcken Wachstumserscheinungen auf, speziell die Geschlechtszellen selbst wachsen heran und reifen. Auch andere Teile der Genitalorgane können sich um diese Zeit stark verändern und stark wachsen. So ist der Eileiter der Haushühner nach Gadow in der Ruhezeit nur 12—15 cm lang und kaum 2 mm dick. In der Eierlegeperiode wird er 60—70 cm lang und über 1 cm dick. Bei den Sperlingsmännchen sind in den übrigen Monaten des Jahres die Hoden kaum so groß als ein Senfkorn, in der Fortpflanzungszeit so groß wie eine Kirsche; auch bei den Finken wachsen sie um das Dreihundertfache. Solche Veränderungen kommen auch bei Säugern vor, so bei vielen Nagern, deren Hoden während der Brunstperiode in die Hodensäcke hinabwandern und riesig groß werden, während sie sonst ganz klein in die Leibeshöhle hinaufgezogen sind. Bei den Hasen (Leporidae) sind sie allerdings das ganze Jahr in den Hodensäcken, nehmen aber in der Brunstzeit enorm an Größe zu. Aber wir können nicht sagen, daß stets das Wachstum der Geschlechtsdrüsen die eigentliche Auslösung für alle die anderen Sondererscheinungen der Fortpflanzungsperiode ist. Es scheint vielmehr, daß oft die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen durch manche derjenigen Vorgänge, die wir als Liebesspiele bezeichnen, ausgelöst

oder doch gefördert wird. So gibt z. B. Seitz an, daß bei den Schmetterlingen, während die niederen Formen im Moment, wenn sie aus der Puppe ausschlüpfen, bereits geschlechtsreif und begattungsfähig sind, die höheren Formen, so z. B. die Papilio-Arten, erst während der Liebesspiele ihre Gonaden heranreifen lassen. Auch die wandernden Fische haben beim Antritt der Wanderung noch unentwickelte Gonaden, so die Aale, wenn sie meerwärts, die Lachse, wenn sie flußaufwärts sich in Bewegung setzen. Wenn die Zugvögel aus den Winterquartieren aufbrechen, sind sie ebenfalls oft noch nicht begattungsfähig, obwohl oft die Mauser, zur Hervorbringung des Hochzeitsgefieders, schon abgeschlossen ist und ihre Geschlechtsorgane meist in einem ziemlich weit entwickelten Zustand sind, wenn sie bei uns ankommen. Sehr wichtig in diesem Zusammenhang sind Beobachtungen, aus denen hervorgeht, daß das Auftreten der Brunst bei Säugetieren, z. B. Kaninchen, durch die Gegenwart der Männchen begünstigt wird. Immerhin können wir annehmen, daß bei der Mehrzahl der Tierarten Wachstumserscheinungen an den Gonaden die auslösende Ursache für viele der übrigen Erscheinungen der Fortpflanzungsperiode sind. Manche Beobachtungen haben sogar dazu geführt, anzunehmen, daß bei solchen Wachstumserscheinungen gewisse Stoffe durch innere Sekretion aus den Geschlechtsdrüsen sezerniert und mit dem Blutstrom durch den ganzen Körper verteilt werden. Dort sollen sie, und das dürfen wir als nachgewiesen annehmen, die Ausbildung sekundärer geschlechtlicher Merkmale auslösen, auch scheinen diese Stoffe, denen man die Bezeichnung der Hormone (vgl. Bd. I S. 762) gegeben hat, die besonderen physiologischen Leistungen einzelner Organe, die besonderen Bewegungen und Gewohnheiten der Fortpflanzungsperiode zu verursachen.

Auf die Wirkung dieser Hormone müssen wir die Veränderungen zurückführen, welche während der Wachstumserscheinungen an den Geschlechtsdrüsen in den verschiedensten Teilen des Tierkörpers, besonders an den sekundären Sexualcharakteren, auftreten. So sehen wir unter ihrem Einfluß den Laichausschlag und die Prunkfarben bei Fischmännchen, das Hochzeitsgefieder der Vögel, die Kämme der Molche auftreten; sie bewirken die Veränderungen am Kehlkopf der männlichen Hirsche, Wachstum und Sekretion bestimmter beim Geschlechtsleben wichtiger Hautdrüsen, die Schwellung der Milchdrüsen, der äußeren und inneren Genitalien beim weiblichen Wirbeltier, besonders beim Säugetier.

Während man vielfach den Ursprung der Hormone ganz allgemein „im Ovarium" sucht, hat eine neuere Theorie für die Säugetiere speziell das Gewebe des Corpus luteum, des gelben Körpers im Ovarium, dafür verantwortlich gemacht. Derselbe entsteht aus dem in den leeren Eifollikel nach der Ovulation einwuchernden Gewebe. Indem das Corpus luteum zur Drüse mit innerer Sekretion von Hormonen wird, beeinflußt es die Brunsterscheinungen, speziell die Menstruation.

Eine Fortpflanzungsperiode läßt sich im allgemeinen in folgende Abschnitte einteilen:

1. Reifeerreichung der Gonaden.
2. Ausbildung der besonderen sexuellen Merkmale.
3. Brunstzeit.
4. Begattung.
5. Fortpflanzung.
6. Nacherscheinungen der Fortpflanzung.

Nicht immer folgen diese einzelnen Abschnitte genau in der Reihenfolge, die wir hier angegeben haben, aufeinander. Auch schließen sie sich nicht immer direkt eine an die andere an. Wir haben im ersten Band schon erfahren, in welcher Weise die Reifeerreichung der Gonaden sich vollzieht. Die besonderen körperlichen Eigentümlichkeiten und Gewohnheiten

der Tiere in der Paarungszeit sind im ersten Abschnitt dieses Kapitels schon erörtert worden. So haben wir denn jetzt zunächst zu besprechen, was wir unter Brunst zu verstehen haben, und unter welchen Erscheinungen dieser Abschnitt der Fortpflanzungsperiode abläuft. Wir verstehen unter **Brunst** denjenigen Zustand der geschlechtsreifen Tiere, in welchem sie die Tendenz haben, sich mit dem andern Geschlecht zu vereinigen. Wir werden sehen, daß bei manchen Tieren dieser Zustand durch gewisse morphologische oder physiologische Besonderheiten ausgezeichnet ist. Bei den meisten Tieren können wir ihn aber bis jetzt durch keinerlei solche Merkmale, vor allem durch keine äußerlich wahrnehmbaren, von den gewöhnlichen Zuständen der betreffenden Tierart unterscheiden. Brunst pflegt bei den männlichen Individuen vieler Tierarten periodisch von selbst einzutreten, während sie bei den Weibchen oft durch besondere Handlungen der Männchen herbeigeführt werden muß. Auch in solchen Fällen kann ihr Auftreten von besonderen Merkmalen der Weibchen begleitet sein.

Wenn zwei in Brunst befindliche Individuen in geeigneter Weise zusammenkommen, pflegt Begattung zu erfolgen. Es muß aber nicht stets Begattung und Befruchtung zeitlich zusammenfallen. Bei allen Tieren, welche ein Receptaculum seminis besitzen, wird dieses bei der Begattung mit Samen gefüllt; der Samen wird meistens in einzelnen Portionen zu anderer Zeit, oft sogar viel später zur Befruchtung verwandt. So geht z. B. die Begattung bei den Regenwürmern in der Weise vor sich, daß zwei aneinandergepreßte, mit dem vom Klitellum abgeschiedenen Drüsensekretband vereinigte Individuen sich gegenseitig ihre Receptacula mit Samenflüssigkeit füllen. Erst Tage, oft Wochen darnach legt jedes Individuum eine Portion Eier ab, die während sie in einem Kokon eingeschlossen werden, gleichzeitig mit einer Portion Sperma übergossen werden. Ganz Ähnliches gilt von den zwittrigen Schnecken. Bei den mit den Bienen verwandten Insekten dient bekanntlich der Spermavorrat oft für viele Jahre zur Befruchtung von Tausenden von Eiern. Auf die nur einmal eingetretene rasch vorübergegangene Brunst folgen viele Tausende von Befruchtungen oft in weitem Zeitabstand. Bei den lebendig gebärenden Knochenfischen soll auch die Spermaportion von einer Begattung ausreichen, mehrere aufeinanderfolgende Schübe am Rande des Ovariums reifender Eier zu befruchten. Bekanntlich hält sich das Sperma bei den meisten höheren Wirbeltieren in den Ovidukten nicht lange genug am Leben, um die Befruchtung von später als etwa 8 bis höchstens 14 Tage nach eingetretener Begattung in die Eileiter gelangender Eier zu sichern. Dies gilt allerdings nicht durchaus, wie z. B. die eigentümlichen Befruchtungsverhältnisse bei den mitteleuropäischen Fledermäusen zeigen. Bei ihnen werden nämlich die Weibchen bereits im Herbst begattet. Das Sperma erhält sich in einem dichten Ballen in ihrem Uterus den ganzen Winter hindurch lebensfähig. Erst im darauf folgenden Frühling reifen im Ovarium die Eier heran, gelangen in die Eileiter, wo sie befruchtet werden, um alsbald jungen Fledermäusen den Ursprung zu geben. Auch bei Beuteltieren, z. B. Dasyurus viverrinus nach Hill und O'Donoghue, lebt das Sperma im Uterus des Weibchens mindestens zwei Wochen.

Bekanntlich bestehen die großen Eier der Haifische, Reptilien und Vögel aus einem inneren gelben Dotter, einer Eiweißhülle und diese äußerlich umschließenden Schalenbildungen. Das, was wir volkstümlich den Eidotter nennen, ist die mit Nährdotter reichlich beladene Eizelle, wie sie im Eierstock entsteht und durch Sprengen ihrer Follikelhülle in die Leibeshöhle gerät. Man bezeichnet diese Erscheinung des Austritts eines Eies aus dem Eierstock als die **Ovulation**, auch als den Follikelsprung. Die in die Leibeshöhle geratenen Eier werden durch die trichterförmig erweiterten Enden der Eileiter in deren Kanal aufgenommen, wo die Befruchtung erfolgen muß, ehe Eiweißhülle und Schalenbildungen

abgeschieden werden. Es scheint nun, daß bei vielen Tierarten die Ovulation mit der Brunst zusammenfällt. Allerdings können wir nur von einem Zusammenfallen beider Erscheinungen innerhalb eines größeren Zeitraums sprechen. Bei den Tieren mit äußerer Befruchtung werden ja die reifen zur Ausstoßung vorbereiteten Eier vielfach so lange im Ovarium zurückgehalten, bis ein äußerer Reiz, der meist mit gewissen Handlungen des Männchens zusammenhängt, die Ausstoßung der Eier auslöst. Auch bei Wirbellosen mit innerer Begattung wird die Entleerung der Eier aus den Ovarien wohl vielfach durch Handlungen der Männchen ausgelöst. Untersuchungen hierüber existieren noch kaum. Bei parthenogenetisch sich fortpflanzenden Tieren ist ein solcher Reiz natürlich nicht notwendig. Neuerdings hat Klatt beim Schwammspinner (Ocneria dispar) festgestellt, daß nur nach normal erfolgter Begattung eine Ablage eines normalen Eierpakets erfolgt; ohne Kopulation oder nach solcher durch kastrierte Männchen werden nur wenig Eier in unnormaler Anordnung abgelegt. Der Reiz ist nicht der mechanische vom Penis ausgehende, sondern wohl eher ein chemischer, durch Sekrete von akzessorischen Drüsen des Genitalapparates veranlaßter. Chemische Einwirkung des Männchens kommt sicher auch bei vielen Wirbellosen vor, wie z. B. den Echinodermen, manchen Würmern, Muscheln usw. Um Beeinflussung durch das Männchen handelt es sich auch bei sehr vielen Knochenfischen und den schwanzlosen Amphibien. Bei den Fröschen wird bekanntlich die Entwicklung der Ovarien, der Follikelsprung und die Entleerung der Eier in die Eileiter durch die Umarmung durch das Männchen angeregt. Versuche, welche R. Hertwig gemacht hat, zeigen, daß offenbar ein Stauungsvorgang und damit eine Änderung in den Ernährungsverhältnissen des Eierstocks bei diesem Prozeß wesentlich ist. Denn das Männchen ließ sich experimentell durch ein um den Rumpf gelegtes breites Gummiband ersetzen. Die Eier reifen im Ovarium bis zur Entwicklung der ersten Reifungsspindel. Die Bildung der Polkörper findet erst im Eileiter statt. Daß aber für die Ablage der Eier die Anwesenheit und Mitwirkung des Männchens nicht unbedingt notwendig ist, beweist die Tatsache, daß in seltenen Fällen bei den Fröschen spontanes Ablaichen der Weibchen vorkommt; dasselbe hat schon Spallanzani bei der Unke beobachtet. Die Knoblauchskröte dagegen behält in Abwesenheit von Männchen die Eier in den Ovarien zurück, wie das auch für viele Fischarten die Erfahrungen der Fischzüchter zeigen. Bei Knochenfischen hat man beobachtet, daß dann die Eier in den Ovarien degenerieren und resorbiert werden. In diesem Zustand sind die Tiere sehr hinfällig und gehen oft zugrunde. Bei Vögeln, so bei der Taube, bilden die Eier noch im Eierstock die erste Polspindel aus. Die Polkörper werden aber erst nach erfolgter Befruchtung in dem Drüsenteil des Eileiters ausgestoßen. Hier müssen also Ovulation und Brunst zeitlich sehr nahe beieinander liegen. Bei den Reptilien liegen keine Beobachtungen vor, um so mehr bei den Säugetieren, bei welchen die Verhältnisse sehr verschiedenartige sind. Nach Ancel und Bouin kann man die Säugetiere direkt in zwei Gruppen einteilen, bei deren einer (der größeren) die Ovulation spontan eintritt, einerlei ob Begattung erfolgt oder nicht, bei deren zweiter der Koitus zur Auslösung der Ovulation nötig ist. Bei den Kaninchen wird nach Heape die Ovulation durch die Begattung ausgelöst, und zwar erfolgt sie zehn Stunden nach letzterer. Ehe das Ei den Eierstock verläßt, stößt es beide Polkörper aus, ebenfalls erst im Anschlusse an die Begattung. Bei den Mäusen, Ratten und Meerschweinchen wird, wie bei so vielen andern Tieren, der erste Polkörper im Eierstock, der zweite erst in dem Endteil des Eileiters unmittelbar nach erfolgter Befruchtung durch ein Spermatozoon gebildet. Bei Maus, Ratte und Meerschweinchen geht also die Ovulation „spontan" während der Brunst vor sich.

Das gleiche gilt für Pferd, Esel, Kuh, Schwein und Hund. Bei diesen Tieren ist

theoretisch also auch künstliche Befruchtung durch Einspritzung des Samens eines männlichen Individuums mit einer Spritze möglich. Solches ist auch bei Pferden, Eseln, Katzen usw. durch Iwanoff u. a. mit Erfolg ausgeführt worden. Bei Beuteltieren fällt die Ovulation nicht mit der Brunst zusammen, sondern folgt ihr nach, oft in einem Abstand von sechs, sieben oder selbst mehr Tagen. Hier werden also wie bei den Fledermäusen die Eier von dem lange vorher eingeführten Spermatozoon erwartet. Trotzdem ist kein Zusammenhang mit der Begattung festzustellen, denn die Ovulation kann nach letzterer ausbleiben.

Bei Schafen ist die Ovulation bei den ersten Hochbrünsten eines Brunstzyklus spontan, bei den späteren bedarf es der Reizung durch die Begattung, um das Ei zum Austreten aus dem Ovar zu veranlassen. Nur bei den ersten gelingt daher nach Iwanoff die künstliche Befruchtung.

Es scheinen also Reize ganz verschiedener Art zu sein, welche bei den verschiedenen Tierarten die Ovulation auslösen. Ebenso scheinen verschiedenartige Reize die regelmäßige Aufeinanderfolge der für die Tiere mit innerer Entwicklung der Brut so wichtigen, die Brut in den inneren Organen zurückhaltenden und ihre eventuelle Ernährung daselbst vermittelnden Vorgänge zu bewirken.

Bei den Säugetieren ist vielfach eine direkter Zusammenhang der letzteren mit den Brunsterscheinungen nachgewiesen. Daher wollen wir an dieser Stelle jene Vorgänge, unter denen der eigenartigste die Menstruation ist, besprechen. Die Brunst der Weibchen ist bei diesen in der Organisation und in der Art der Brutpflege höchststehenden Tieren vielfach äußerlich erkennbar; es schwellen oft die Ränder der Vulva an, die Haut in der Umgebung der Genitalien färbt sich bei manchen Arten, z. B. gewissen Affen, sehr stark, die Milchdrüsen zeigen eine meist leichte Schwellung, und aus der Vagina tritt in größerer oder geringerer Menge mit Blut untermischter Schleim hervor. Letzterer stammt aus der um diese Zeit geschwollenen, reichlich mit Blut infiltrierten Schleimhaut der Gebärmutter. Zu gleicher Zeit zeigen die Weibchen Veränderungen in ihrem Benehmen, welche teils auf Erregung, teils auf Depressionszustände schließen lassen.

Nur während dieser Brunsterscheinungen ist bei den meisten Säugetieren Begattung und Empfängnis möglich. Während aber die Männchen meist das ganze Jahr hindurch reifes Sperma produzieren können, tritt die Brunst bei den Weibchen nur periodisch auf. Immerhin gibt es auch Säugetierarten, bei deren Männchen eine begrenzte Brunstperiode sich nachweisen läßt. So sind alle kämpfenden Huftierarten, alle Katzen, Wildhunde und Wölfe usw., die sich nur zu einer ganz bestimmten Zeit im Jahre paaren, nur zu dieser Zeit geneigt, die Weibchen aufzusuchen und sich mit ihnen zu paaren. Manche Arten zeigen zu dieser Zeit außer den besonderen Gewohnheiten auch körperliche Abänderungen. Gerade während der Paarungszeit ist bei Hirschen das Geweih wohl entwickelt, um nachher abgeworfen zu werden. Veränderungen am Kehlkopf beeinflussen ihre Stimmentwicklung. Den Descensus der Hoden in den Hodensack bei Nagern haben wir S. 492 schon erwähnt. Bei Maulwurfsmännchen und beim männlichen Igel entwickelt sich zur Brunstzeit die Prostata enorm, wie sie auch bei anderen Tieren dann zunimmt. Bei ersteren drängt sie alle Organe der hinteren Leibeshöhle durch ihre enormen Dimensionen zur Seite. Nicht wenige Säugetierweibchen haben nur eine Brunst im Jahre, sie sind einbrünstig und stehen den Formen gegenüber, die im Jahre mehrere Male brünstig werden können und die wir daher als oftbrünstige Tiere bezeichnen. Oftbrünstigkeit ist nicht immer identisch mit Oftbrütigkeit; denn wie wir gleich nachher sehen werden, sind bei gewissen Säugetieren nicht alle Brunstperioden zugleich Perioden der Empfängnisfähigkeit.

Genaue Untersuchungen haben gezeigt, daß die ganze Brunstperiode bei den weiblichen

Säugetieren in verschiedene Abschnitte zerfällt, deren Unterscheidung wichtig ist. Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den einbrünstigen Tieren. Bei ihnen sind die Geschlechtsorgane während des größten Teils des Jahres in einem Zustand der Ruhe. Es pflegen dann die Geschlechtsdrüsen klein und vor allem die Eileiter und der Uterus klein und relativ blutleer zu sein, die äußeren Ränder der Vulva sind glatt und meist relativ trocken; auch die Milchdrüsen sind klein und zusammengesunken. Die Weibchen zeigen in diesem Zustand keine Neigung, sich mit den Männchen einzulassen, sind vielmehr eher ablehnend gegen diese. Wir bezeichnen diese Periode mit einem Ausdruck, den englische Forscher eingeführt haben, als das Anoestrum, oder mit einem deutschen Wort wollen wir sie als die Unbrunst benennen. Aus der Unbrunst geht das weibliche Säugetier durch ein besonderes Stadium in den eigentlichen Brunstzustand über. Dieser Übergangszustand wird als das Prooestrum oder die Vorbrunst unterschieden. Dieses Stadium ist deswegen von besonderem Interesse, weil es der Menstruation, den monatlichen Blutungen beim menschlichen Weibe, entspricht. Es ist dadurch gekennzeichnet, daß während seines Verlaufs meist die in den sogenannten Graafschen Follikeln des Eierstocks eingeschlossenen Eier beträchtlich wachsen, Eileiter und Uterus schwellen, mit Blut stark erfüllt werden, daß bei vielen Formen die Schleimhaut des Uterus von sehr sich vermehrenden Blutgefäßen durchzogen ist, deren Wände Blut austreten lassen, ja in vielen Fällen zerreißen. Es bilden sich dann oft größere Blutansammlungen unter der Schleimhaut. Die Schleimhaut produziert sehr viel Schleim aus den stark vergrößerten Uterusschleimhautdrüsen, zu dem mehr oder weniger Blut hinzutritt. Auch hebt sich oft das Epithel der Schleimhaut in Fetzen ab, die abgestoßen werden. Schleim und Blut bilden eine dickere oder dünnere Flüssigkeit, welche aus der Vagina hervortropft, und welche den Zustand der Vorbrunst sehr charakteristisch bezeichnet. Solcher blutiger Ausfluß ist in der Vorbrunst nachgewiesen bei Beuteltieren (Känguruhs), Tupaia javanica, einem Insektenfresser, bei den Flughunden (Pteropus), bei Raubtieren, wie Hunden und Wölfen, bei Huftieren z. B. Kühen, nicht immer beim Pferd, bei dem jedoch Schleim immer ausfließt, ebenso beim Schaf, bei dem meist dem letzteren kaum Blut beigemischt ist; typischer blutiger Ausfluß ist bei dem Halbaffen Tarsius spectrum und den Affen (Cereopithecus, Cynocephalus, Macacus, Semnopithecus usw.) nachgewiesen worden.

An die Vorbrunst schließt sich die als Hochbrunst (Oestrum) zu bezeichnende Periode an. Meist hat in dieser Zeit das Ausfließen aus der Vagina aufgehört. Die Weibchen sind dann erregt und begehrlich nach dem Männchen. Bei vielen Arten lassen sie sie überhaupt nur in dieser Zeit zur Begattung zu. Nur in dieser Zeit, zu welcher auch die Ovulation vor sich geht, ist die Begattung aussichtsvoll, nur während der Hochbrunst kann normalerweise Befruchtung des Eies zustande kommen. Bei Beuteltieren schiebt sich nach der Hochbrunstperiode eine besondere Periode ein, die Schlußbrunst (Postoestrum), in welcher nach den Untersuchungen von Hill und O'Donoghue an Dasyurus virerrinus erst die Ovulation und Befruchtung erfolgt.

Ist Befruchtung zustande gekommen, so folgt allgemein bei Säugern nun die Periode der Trächtigkeit, dann die Geburt der Tiere, nach welcher die inneren Geschlechtsorgane eine Erholungs- und Ruhezeit beginnen. Das Muttertier geht zur Säugung über, worüber in späteren Kapiteln Näheres berichtet wird.

Das Muttertier tritt in bezug auf den Zustand seiner Geschlechtsorgane wieder in den Zustand der Unbrunst (Anoestrum) ein.

Ist aber keine Befruchtung zustande gekommen, so geht das weibliche Tier bei den einbrünstigen Arten von der Hochbrunst durch einen Zustand der Nachbrunst (Metoestrum),

während deren allmählich die Veränderungen der Genitalorgane sich zurückbilden in die lang andauernde Unbrunst (Anoestrum) über. Erst im nächsten Jahre kann es wieder in Brunst geraten und fruchtbar begattet werden. Der Brunstzyklus eines einbrünstigen Tiers verläuft also von Unbrunst durch Vorbrunst, Hochbrunst und Nachbrunst zurück zur Unbrunst.

Anders ist es bei den vielbrünstigen Tieren; bei ihnen kann der Zyklus, wenn Befruchtung eintritt, ein entsprechendes Bild darbieten wie bei den einbrünstigen Tieren. Auf Vorbrunst und Hochbrunst folgt dann Schwangerschaft. Wenn aber keine Befruchtung erfolgt ist, so tritt z. B. bei Ratte und Kaninchen nach der Hochbrunst die Nachbrunst ein, auf diese folgt eine kurze, nur wenige Tage dauernde Ruheperiode, die Zwischenbrunst (Dioestrum), nach welcher die Geschlechtsorgane sogleich wieder in den Zustand der Vorbrunst (Prooestrum) übergehen. Solche Brunstperioden können in größerer Zahl aufeinanderfolgen, jedesmal durch eine kurze Zwischenbrunst getrennt, bis nach Ablauf einer gewissen Zeit der ganze Brunstzyklus abgeschlossen ist und sich ein länger dauernder Zustand der Unbrunst (Anoestrum) anschließt. Man spricht bei solchen Formen von einem Zwischenbrunstzyklus (dioestrischen Zyklus). Ein solcher ist sehr charakteristisch für die meisten Nager; so dauert die Brunstperiode bei der Ratte mehrere Monate, von Januar bis etwa August, in welcher Zeit alle 10 Tage ein Zwischenbrunstzyklus abläuft, das Tier also alle 10 Tage begattungsfähig und befruchtbar ist.

Bei anderen Tieren, und zwar besonders bei Haustieren, ist der Brunstzyklus zu einem kontinuierlichen geworden; Zwischenbrunstzyklen reihen sich während des ganzen Jahres aneinander an, durch keine längere Ruhezeit der Unbrunst unterbrochen.

So ist ja bekanntlich beim Menschen die Menstruation, auch Regel oder Periode genannt, das sichtbare, äußere Merkmal der Brunstperiode, ein Vorgang, der alle Monate, ca. alle 28 Tage, bei manchen Frauen auch in etwas unregelmäßigeren Intervallen sich wiederholt. Auch beim Menschen pflegt das Weib in der Hochbrunst, also kurz nach dem Aufhören des Menstruationsflusses, am begehrlichsten zu sein, und zu dieser Zeit ist die größte Aussicht auf erfolgreiche Begattung.

Einbrünstig sind, wie schon aus der Schilderung der Brunsterscheinungen in Abschnitt 1, S. 429 ff. hervorging, sehr viele Säugetiere. Nach unseren bisherigen Kenntnissen gehören hierher die Kloakentiere (nach Semon), der Beutelbär (Phascolarctos cinereus) (nach Semon), die Känguruhs, der Beutelmarder (Dasyurus viverrinus) und wahrscheinlich alle Beuteltiere (nach Hill). Ebenso verhalten sich die Mehrzahl der wilden Huftiere, die Wildschafe, Wildziegen, Rinder, Antilopen usw. Die Brunstzeit ist bei ihnen sogar oft nur auf wenige Tage beschränkt. Die größeren Raubtiere sind ebenfalls einbrünstig, so Wölfe, Füchse, Wildkatze, Löwen, Puma, Bären, aber auch Frettchen, Iltis, Hermelin, Wiesel, Marder, Dachs. Auch die Fledermäuse sind hierher zu rechnen (vgl. S. 494).

Vielbrünstig sind die Insektenfresser, so vor allem Spitzmäuse, auch die Igel, wenn auch letztere es nicht zu vielen Bruten im Jahre bringen. Der Maulwurf scheint eine Ausnahme zu bilden. Vor allem sind die Nagetiere vielbrünstig. Es gilt dies für Maus, Ratte, Kaninchen, Meerschweinchen, Mus minutus, M. sylvaticus, Arvicola glareolus, A. agrestis, Hasen usw. usw. Schließlich sind hierher zu rechnen die Halbaffen und die Affen.

Bei den vielbrünstigen Tieren sehen wir fast stets den Brunstzyklus auf eine bestimmte Zeit des Jahres gelegt, die oft mehrere Monate umfassen kann, so nach Heape bei Mus minutus 4—6 Monate, bei Arvicola agrestis Januar—Oktober, bei Mus musculus, decumanus und rattus 8—9 Monate. Beim wilden Kaninchen dauert sie von Februar bis Mai, beim zahmen 5—6 Monate (der Zwischenbrunstzyklus beträgt 10—15 Tage),

beim Feldhasen ca. 2 Monate, beim Eichhörnchen ca. 1 Monat, beim Meerschweinchen den Sommer über. Spitzmäuse werden zwischen April und November, Igel zwischen März und Juli (in England einmal im Mai—Juni und einmal im August—September) brünstig; der Maulwurf März—Mai. Bei den Lemuren hat man z. B. bei Tarsius spectrum Befruchtung hauptsächlich im Oktober und November beobachtet. Auch bei den Affen liegt ähnliches vor. So hat man Empfängnis bei Macacus rhesus in den Bergen Indiens bei Simla im Oktober, in der Ebene jedoch im Mai und in anderen Gegenden in anderen Monaten des Jahres festgestellt. Bei manchen Affen hat man wie beim Menschen echte Menstruation, also Monatsfluß, festgestellt, so bei Semnopithecus entellus, Papio porcarius, Macacus rhesus und Cynomolgus.

Sehr merkwürdig ist, daß viele in der Natur einbrünstige Tiere in der Gefangenschaft, wohl unter dem Einfluß des reichlichen Futters und sorgsamer Pflege vielbrünstig werden. Das ist z. B. der Fall bei Schafrassen; die schottischen Schafe z. B. im Hochland haben in einem Brunstzyklus zwei, die im Tiefland drei, oft sogar 5—6 Perioden der Hochbrunst. Es kommt auch vor, daß in einem Jahr von einem Mutterschaf zweimal Junge geworfen werden. Ebenso sind die Schafe in Kapland, Argentinien und Australien vielbrünstig geworden. Unsere Hauskatzen haben ca. 4 Brunstzeiten im Jahr und können auch zwei Würfe bringen, meist im Frühling und Herbst. Die Haushunde haben zwei Brunstzeiten, die aber wohl einem Brunstzyklus angehören, der im Frühjahr beginnt und bis zum Herbst dauert. Es kommen Schwankungen je nach der Größe der Rasse vor, indem kleine Hunde öfter in Brunst kommen als große; bei ersteren dauert sie kürzer als bei letzteren. Im allgemeinen dauert die Vorbrunst bei Hunden ca. 10 Tage, die Hochbrunst 8—10 Tage. Beide Perioden sind gekennzeichnet durch geschwollene Vulva, die feucht von Schleim und dem gewöhnlich blutigen Ausfluß ist, der im Verlauf der Hochbrunst aufhört. Nach den Erfahrungen der Hundezüchter ist die beste Zeit zu fruchtbarer Begattung der elfte Tag nach Beginn der Vorbrunst, also gerade der Anfang der Hochbrunst. Hündinnen tragen höchstens zweimal im Jahre.

Sehr eigenartig ist die Tatsache, daß bei Tieren mit kontinuierlichem Brunstzyklus, also z. B. bei Affen, trotz monatlich sich wiederholender Brunst, die Trag- und Geburtszeiten in bestimmten Monaten des Jahres liegen. Es scheint also bei diesen Formen, was auch durch Untersuchungen ziemlich sichergestellt ist, die Brunst nur zu bestimmten Zeiten des Jahres fruchtfähige Brunst zu sein. Zu anderen Zeiten führt Begattung zu keinem Erfolg. Merkwürdigerweise scheint auch beim Menschen, bei manchen Naturvölkern, dieselbe Regel zu gelten. Bei den höher stehenden Völkern ist diese Periodizität verwischt, aber überall sehen wir in der Geburtenhäufigkeit zu bestimmten Zeiten, auch in der Abhaltung gewisser mit geschlechtlicher Betätigung im Zusammenhange stehender Feste noch Spuren der alten Eigentümlichkeit.

In der Regel unterbleibt die Brunst mit allen ihren Erscheinungen während der Schwangerschaft. Doch gibt es Tierarten, und unter den anderen Arten gelegentlich Individuen, bei denen die Brunst während der Schwangerschaft auch auftritt. Das erfolgt entweder unregelmäßig oder oft auch in der normalen Periodizität. Brunst während der Trächtigkeit ist bei Hunden, Katzen, Kühen, Pferden usw. beobachtet worden. Die Folge davon kann sog. Superfötation, d. h. Befruchtung und Entwicklung eines zweiten Satzes von Eiern, sein. So hat man gelegentlich bei Hunden und Katzen neben einem Satz weit entwickelter Embryonen einen zweiten gefunden, deren Entwicklung noch auf den ersten Stufen stand.

Die Brunst ist ein Zustand, bei welchem die Selbsterhaltungsinstinkte der Tiere oft vollkommen unterdrückt erscheinen. Manche Arten, so Turbellarien, Schnecken, auch manche

Insekten, sind während der Vorbereitungen zur Begattung und vor allem während der letzteren selbst ganz unempfindlich gegen alle Reize der Außenwelt, ja selbst gegen Schmerz und Verletzungen. Von den balzenden Vögeln haben wir gehört, daß sie selbst Schüsse nicht hören. Die brünstigen Elefanten wühlen den Wald auf, reißen Bäume aus; ähnliches ist vom Wisent und anderen großen Huftieren bekannt, die bei ihren wilden Brunsthandlungen sich oft selbst schwer verletzen, die Hörner knicken, Zähne abbrechen usw. In der Begattung befindliche Insekten (z. B. Lymantria dispar) kann man in Stücke schneiden, ohne daß die Teile aufhören, die angefangene Handlung fortzusetzen. Das Männchen der Käfergattung Anoxia villosa wurde dabei beobachtet, daß es die Kopulation nicht unterbrach, während es von einem Raubkäfer Scarites eurytus aufgefressen wurde (vgl. auch S. 501).

Es ist bemerkenswert, daß der blinde Rausch der Brunst vielfach die Veranlassung zu direkten Irrtümern der Tiere wird. Sie begeben sich in Gegenden, die sie sonst niemals aufsuchen würden und die Gefahren für sie enthalten. Waldtiere, wie Auerhähne und Hirsche, rennen Menschen oder Weidetieren nach. Die Brunst treibt Tiere unbesonnen, Angehörige anderer Arten zu verfolgen. Viele Insekten erkennen ihre Weibchen erst mit Hilfe des Geruchssinnes aus der Nähe genau. Aus der Ferne werden sie aber durch den Gesichtssinn in deren Nähe geführt. Die Hitze der Brunsterregung führt nun oft zu eigenartigen Täuschungen. So sieht man im Frühling bei uns nicht selten den Zitronenfalter (Gonopteryx rhamni L.) den Flügen der Weißlinge folgen und erst im letzten Augenblick mit Hilfe des Geruchssinns seinen Irrtum bemerken. Seitz sah ein Männchen von Colaenis julia den feuerroten Emesis fatime Cr. wütend verfolgen. Die Männchen von Argynnis aglaja stürzen sich auf jedes vorüberfliegende Insekt, selbst auf Libellen, Tabaniden, sogar auf kleine Vögel. Auch bei Käfern sind solche Verwechslungen beobachtet worden, so von Blunck beim Gelbrand. Von den brünstigen Froschmännchen ist bekannt, daß sie nicht selten Weibchen anderer Arten, Kröten, ja selbst Fische, besonders Karpfen, erfassen und ihnen bei der Umarmung die Brunstschwielen der Daumen tief in die Seiten pressen.

Es kommen sogar Fälle vor, in denen man durch die Brunsterregung Männchen zu perversen Handlungen verführt sieht. Nicht nur, daß sie unreife Weibchen und Weibchen anderer Arten überfallen und bei untauglichen Begattungsversuchen schwer verletzen, was man besonders bei Käfern oft beobachten kann; Männchen suchen oft auch an Männchen den Koitus zu erzwingen. So hat neuerdings Federley bei Bastardierungsversuchen mit Schmetterlingen aus der Gattung Pygaera beobachten können, daß die Männchen selbst in Anwesenheit der Weibchen anderer Arten eher untereinander den Koitus auszuführen suchen, als daß sie sich an den fremden Weibchen vergreifen. Bei gefangen gehaltenen Anatiden sind viele Beobachtungen über perverse Beziehungen bei Männchen und Weibchen gemacht worden.

Die Dauer der Brunst ist bei den Männchen in der Regel länger als bei den Weibchen, besonders bei den polygamen Männchen, welche eine größere Anzahl von Weibchen zu begatten vermögen. Bei manchen Arten der höheren Tiere, besonders der Säugetiere, sind die Männchen nach erlangter Geschlechtsreife dauernd begattungsfähig.

Bei den Weibchen dagegen dauert die Brunst oft nur sehr kurz. Das ist z. B. für die Weibchen sozialer Apiden genauer bekannt. Nach Buttel-Reepen erlischt bei den Hilfsweibchen der Hummeln die Brunst sehr rasch, da keine Männchen im Frühling vorhanden sind. Auch bei Bienenköniginnen erlischt die Brunst innerhalb von 48 Stunden, und wenn eine Königin bis dahin nicht den Hochzeitsflug angetreten hat und befruchtet worden ist, dann geschieht letzteres überhaupt nicht mehr. Von einer Anzahl von Säugetieren, so z. B. von Beuteltieren, kennen wir auch Beispiele von sehr kurzdauernder Brunst der Weibchen. So

dauert sie beim Opossum (Didelphys virginianus) nach Selenka nur 3—5 Stunden, bei Dasyurus viverrimus nach Hill und O'Donoghne 1 bis höchstens 3 Tage. Bei wilden Huftieren dauert sie meist kaum 3 Wochen.

Bei vielen langlebigen Arten beginnen nach erloschener Brunst die Männchen wieder ihr solitäres Leben, so bei den meisten Huftieren, bei Fischen, Reptilien, Amphibien. Auch die Weibchen isolieren sich dann wieder, zeigen vielfach aber noch besondere Änderungen im Benehmen. Vor allem werden sie sehr abweisend gegen Annäherungsversuche begattungslustiger Männchen. Befruchtete Käferweibchen oder Spinnen wenden sich mit Heftigkeit gegen zudringliche Bewerber, jagen sie davon, ja die Spinnen töten und fressen sie sogar in vielen Fällen. Wie rasch die Brunst verfliegen und der Selbsterhaltungstrieb bei den Weibchen wieder erwachen kann, dafür ist die Beobachtung von Fabre von Wichtigkeit, der das Weibchen von Mantis religiosa das Männchen mitten im Paarungsakt auffressen sah; das hintere Drittel des letzteren fuhr unterdessen reflektorisch mit dem Begattungsakt fort. Ein Weibchen sah er einmal sieben Männchen in dieser Weise behandeln. Dasselbe kommt bei Tettigonia verrucivora vor. Auch bei Käfern (Telephoriden) hat Adlerz ähnliches festgestellt, und nach Perty tötet das Weibchen der Raubfliege Asilus cyanurus das Männchen nach vollzogener Begattung und saugt es aus. Bei den lebendiggebärenden Knochenfischen greifen trächtige Weibchen in der heftigsten Weise sich nähernde Männchen an, kämpfen mit ihnen und verletzen sie oft erheblich. Aquarienliebhaber pflegen aus diesem und anderen Gründen Männchen und Weibchen nach erfolgter Begattung baldigst zu trennen. Auch manche Säugetierweibchen sind ablehnend, selbst aggressiv gegen die Männchen, sobald sie sich trächtig fühlen.

Auch für unser Auge ist bei manchen Arten die erfolgte Befruchtung äußerlich schon an sog. Begattungszeichen zu erkennen. Bei vielen niederen Tieren sind dies Massen des die Spermapakete umhüllenden Sekretes, welche oft aus der Vagina der Weibchen herausragen, bei anderen die an der letzteren oder in ihrer Nähe angeklebten Spermatophoren. Solche zeigen uns die erfolgte Begattung, z. B. bei den Kopepoden, deutlich an. Bei höheren Krebsen, so den Dekapoden, finden wir die Spermamassen mit einem weißleuchtenden Sekret an der Bauchseite des Körpers angeklebt. Bei Dytiscus marginalis, dem Gelbrand, und anderen Wasserkäfern ragt der Spermapfropf noch aus der Vagina hervor. Erhärtetes Sekret am Hinterende des weiblichen begatteten Apollofalters wurde schon von Linné bemerkt und später fälschlich als Aftertasche beschrieben. Solche Begattungszeichen kommen bei allen Parnassius-Arten und anderen Schmetterlingen vor. Bei Spinnen erfüllt das Sperma in dicken Massen die Geschlechtsgänge, so daß man es z. B. bei Galeodes als weiße Masse durch die dünne Bauchwand hindurchschimmern sieht. Bei der Bienenkönigin steckt nach der Begattung der abgerissene Penis der Drohne noch in der Vagina. Die Kitt- und Zementdrüsen der Nematoden (speziell Sklerostomiden) und Akanthocephalen dienen auch der Produktion solcher Begattungszeichen, welche eine weitere Befruchtung der Weibchen verhindern oder doch erschweren, vielleicht auch das Herausfließen der Spermatozoen aus der Vagina verhindern (vgl. Abb. 258 gl. cm S. 302). Ähnliche Erscheinungen kommen sogar bei Säugetieren vor. Bei Nagetieren wird bei der Begattung nach der Ejakulation des Spermas ein Sekret akzessorischer Drüsen des männlichen Genitalapparates in die Scheide ergossen, wo es zu einem Pfropf gerinnt, welcher die Scheide bis kurz vor der Geburt verschlossen hält. Ähnliches kommt bei Fledermäusen vor, deren Vaginalpfropf aber zum Teil von Drüsen der Vagina geliefert wird. Was uns als Begattungszeichen äußerlich auffällt, ist also oft ein Mittel, welches das Herausfließen des Samens aus der Scheide verhindert

oder sonstwie die Fixierung desselben am Weibchen besorgt. Bei vielen Tieren werden Weibchen mit Begattungszeichen von den Männchen nicht mehr belästigt. Doch vermögen z. B. Schmetterlingsmännchen auch, ohne daß für uns erkennbare Begattungszeichen vorhanden wären, begattete Weibchen von jungfräulichen zu unterscheiden.

5. Bedeutung der geschlechtlichen Besonderheiten und Gewohnheiten.

Überblicken wir die Gesamtheit der vielfach so merkwürdigen Erscheinungen, die wir in diesem Kapitel, vor allem in dessen erstem Abschnitt kennen gelernt haben, so drängt sich uns die Frage auf, welche Bedeutung wir ihnen zuschreiben sollen. Bekanntlich hat Darwin die besonderen sexuellen Merkmale und Gewohnheiten durch seine Theorie der sexuellen Zuchtwahl zu erklären gesucht. Er nahm an, daß die durch besondere Eigenschaften ausgezeichneten Männchen von den Weibchen bevorzugt würden und damit die größere Chance hätten, diese ihre Eigenschaften auf die Nachkommenschaft zu übertragen. Im ersten Band S. 489 ff. ist bereits dargelegt worden, welche Schwierigkeiten die Deutung der sekundären Geschlechtsmerkmale und ihrer Wirkung und Entstehung bereitet. Es wurde dort die Annahme, welche zuerst Wallace vertreten hat, für die wahrscheinlichste erklärt, daß die Ersparnis an Nährstoff und Baumaterial im Körper des Männchens gegenüber dem durch Fortpflanzung und Brutpflege weit mehr belasteten Weibchen, jenem die Möglichkeit zu exzessiven Bildungen und Leistungen gewähre.

In diesem Bande haben wir nun eingehend die Vorgänge besprochen, welche der Begattung vorausgehen, wir haben gesehen, in welcher Weise die besonderen Eigenschaften und Fähigkeiten der Männchen wirken, und so werden wir auch zu Deutungen hingeführt, welche von der Beobachtung der lebenden Tiere und ihrer Handlungen ausgehen.

Die Schilderung der Werbehandlungen höherer Tiere, die wir in den vorstehenden Blättern gegeben haben, lassen wohl keinen Zweifel darüber, daß sie in einem Zusammenhang mit der Steigerung der geschlechtlichen Erregung stehen. Dies wird uns um so mehr einleuchten, wenn wir eine kurze Skizze der Verteilung der sekundären geschlechtlichen Merkmale und der Hilfsmittel zur Herbeiführung des Geschlechtsakts im Tierreich überblickt haben.

Wir haben gesehen, daß sekundäre Geschlechtsmerkmale den niederen Wirbellosen so gut wie vollkommen fehlen. Besondere Verknüpfungen in der Lebensgeschichte der Arten bewirken es, daß bei Protozoen, Schwämmen, Coelenteraten und Würmern, soweit diese Tiere nicht überhaupt hermaphrodit sind, Männchen und Weibchen im geschlechtsreifen Zustand am gleichen Ort versammelt sind. Viele marine Tiere haben eine Entwicklungsgeschichte, welche direkt bedingt, daß die geschlechtsreifen Tiere im gleichen Niveau des Meerwassers, in der gleichen Region zur Zeit der Geschlechtsreife zusammentreffen. Näheres hierüber findet sich in den Abschnitten über Gesellschaftsbildung im Tierreich S. 681 und über Tierwanderungen S. 513 ff. Bei solchen Formen wie Medusen, Echinodermen, vielen Würmern scheinen chemische Reize, welche die nahe beieinander versammelten Tiere aufeinander ausüben, die Ausstoßung der Geschlechtsprodukte zu veranlassen. Diese, Eier und Sperma, werden frei ins Wasser entleert, wo ihre große Masse die Möglichkeit regelrechter Befruchtung sehr steigert. Ähnliches gilt selbst noch für hochstehende Anneliden, welche oft zur Geschlechtsperiode in großen Schwärmen auftreten, ihre Geschlechtsprodukte in Massen in das Meerwasser entleeren, um dann selbst zugrunde zu gehen. Man denke nur an den Palolowurm (Bd. I, S. 511) oder an die vielen Nereiden und Sylliden, mit

ihren schwärmenden Geschlechtsstadien und ihren sich loslösenden, die Geschlechtsprodukte enthaltenden Körperpartien.

Selbstverständlich müssen auch bei den niederen Tieren, wenn innere Befruchtung stattfindet, besondere Einrichtungen getroffen sein, um die Partner zusammenzuführen. Wir kennen Vorgänge zu solchem Endziel bei den zwittrigen Strudelwürmern und den Blutegeln und ihren Verwandten. Merkwürdigerweise erinnern sie sehr an die Liebesspiele, die wir bei den ebenfalls zwittrigen Landschnecken oben beschrieben haben. Sie bestehen in einem erregten Umherkriechen der Tiere in der Reifezeit, wodurch die Möglichkeit der Begegnung erhöht wird. Aufrichtung der Tiere aneinander, oft Umschlingung, Berührung und Reiben mit den Körperflächen scheinen die Erregung zu steigern und auf den gewünschten Höhepunkt zu führen.

Doch schon bei den Würmern treten uns Einrichtungen entgegen, welche die Begattung auf eine andere Weise sicherstellen. Das Männchen hat Hilfsmittel, mittels deren es sich des Weibchens bemächtigen und ihm die Begattung aufzwingen kann. Solche Vergewaltigung der Weibchen finden wir im Tierreich überaus weit verbreitet, und zwar vor allem bei den Tieren, welche auf einer mittleren Stufe der Entwicklung stehen. Solche Hilfsmittel erblicken wir in den Spiculae oder Begattungshaken der Nematoden, in den Drüsenpolstern an der Bauchseite mancher Anneliden, z. B. der Alciopiden, mit denen sich die Männchen wahrscheinlich an die Weibchen anheften. Wie brutal die Aufzwingung der Begattung oft erfolgt, zeigt das Verhalten einiger niederer Würmer, besonders von Turbellarien, z. B. nach den Beobachtungen von Lang an marinen Formen, bei denen die Spermatophoren unter Vermeidung der weiblichen Geschlechtsöffnung direkt in die Leibeswand des Partners gebohrt werden, von wo aus die Spermatozoen durch das Körperparenchym sich ihren Weg zu den weiblichen Genitalien bahnen müssen. Plate hat festgestellt, daß bei Rädertieren die Männchen manchmal mit ihrem Penis die Leibeswand des Weibchens durchbohren und das Sperma direkt in die Leibeshöhle ergießen. Nach den Untersuchungen von Kowalevsky, Brumpt, Brandes u. a. geschieht die Begattung bei den Süßwasserblutegeln aus den Gattungen Clepsine, Nephelis und Piscicola in einer ähnlichen Weise. Bei ihnen wird auch eine „Pseudospermatophore", eine Röhre mit zusammengebackenen Spermamassen, in die Leibeswand gestoßen; manche Formen scheinen so an die Umgehung der Vagina angepaßt zu sein, daß ein besonderes Parenchymgewebe den Spermatozoen einen bequemen Weg zu den weiblichen Genitalien gestattet.

Abb. 403. Kopulation von Canthocamptus crassus. Das Männchen hat das Weibchen mit den umgebildeten Antennen erfaßt. Vergr. 20 mal. Nach E. Wolff.

Bei den Arthropoden finden wir eine Menge Einrichtungen, welche es dem Männchen erleichtern, dem Weibchen Gewalt anzutun. Schon die niederen Crustaceen mit ihren Klammerapparaten an Antennen (Abb. 403) und Beinen, die höheren Formen, welche die Weibchen mit den Scheren festhalten, die im ersten Band und z. T. auch in diesem geschilderten Begattungsmethoden höherer und niederer Insekten, der Libellen, Wasserkäfer, Hymenopteren usw. geben uns hiervon Beispiele. Ja, so gewaltsam drängen sich hier die Männchen um die Weibchen, daß es zu Kämpfen kommt, daß die Weibchen durch die gewaltsam eingeführten

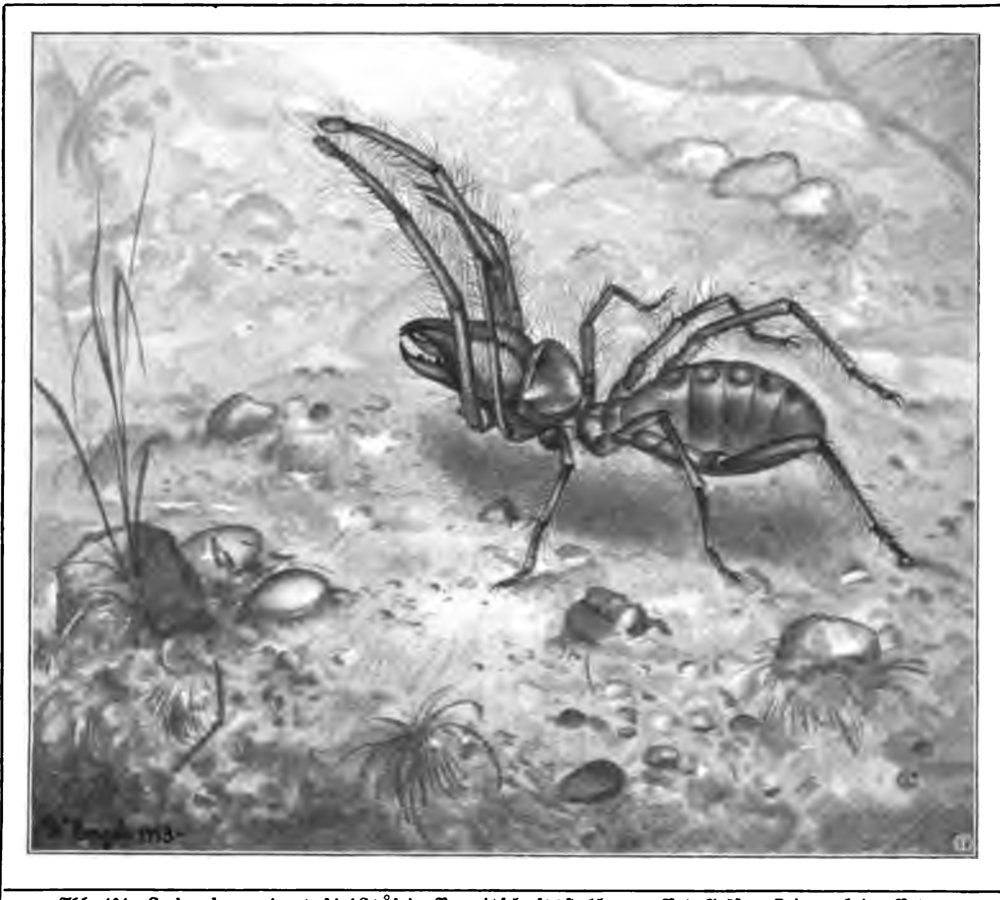


Abb. 404. Galeodes orientalis Stål in Bereitschaftsstellung. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Genitalien der Männchen roh verletzt werden, und daß gelegentlich mehrere Männchen gleichzeitig ihren Penis in die Vagina eines Weibchens einführen. Bei den Libellen nehmen bekanntlich die Männchen die eroberten Weibchen mit sich in die Luft. Bei der Grabwespenfamilie der Thynnidae sind die Weibchen flügellos und werden von dem gut fliegenden, größeren Männchen, das sich ihrer bemächtigt hat, zum Kopulationsflug in die Luft mitgerissen.

Ganz besonders lehrreich und zu allgemeineren Betrachtungen anregend sind die Begattungserscheinungen bei den Spinnentieren. Hier in diesem Zusammenhang interessiert uns zunächst die Kopulation einer Gruppe von Gliederspinnen, der Solifugen, welche Heymons in der turkestanischen Steppe sorgfältig beobachtet hat. Bei Galeodes caspius, einem dieser großen bizarren Tiere, erfolgt die Begattung in der Regel in den Abendstunden. Zur Begattungszeit sieht man, wie bei allen Spinnentieren, die Männchen ruhelos umherschweifen. Kommen sie in die Nähe eines Weibchens, so nehmen sie es mit Hilfe ihres Geruchssinnes wahr, der seinen Sitz in den Maxillarpalpen hat. Das Männchen stutzt und stürzt sich sofort zum Angriff auf das Weibchen. Man muß wirklich sagen, zum Angriff, und noch dazu ist es ein nicht gefahrloser Angriff. Denn das Weibchen stellt sich sofort in Bereitschaftsstellung (Abb. 404), es nimmt in dem Männchen nur ein großes Tier wahr, gegen das es sich zur Wehr setzt. Alte Solifugenmännchen, deren Spermavorrat fast verbraucht und deren

Kraft und Gewandtheit herabgesetzt ist, werden meist nach erfolgter Begattung getötet und vom Weibchen gefressen. Ebenso erleiden solche Männchen „ein ähnliches trauriges Geschick", obwohl sie durchaus frisch und kräftig sind, welche an ein schon befruchtetes oder gar schon schwangeres Weibchen geraten. Solche Mütter sind stets in einem sehr reizbaren Zustand, beißen mit größter Wut um sich und töten jedes unvorsichtig sich nähernde Männchen.

Wenn aber ein junges, lebenskräftiges Galeodes-Männchen mit einem ebensolchen noch unbefruchteten Weibchen zusammentrifft, geht es mit geradezu überraschender Geschwindigkeit zum Angriff über. „Mit voller Wucht springt das Männchen auf das auserwählte Weibchen los und versteht fast immer den Hinterleib desselben in der Dorsalgegend zu packen. Mit ziemlicher Gewalt kneift es dort seine Zangen in die weiche Rückenhaut ein, so daß es den Anschein gewinnt, als müsse eigentlich das Weibchen hierbei verwundet werden, was indessen nur in seltenen Ausnahmefällen wirklich geschieht."

Das Weibchen wird durch diese Behandlung in einen vollkommen willenlosen Zustand versetzt, den Heymons direkt mit einem hypnotischen Zustand vergleicht. Er wird wohl durch Druck auf bestimmte Regionen des Abdomens ausgelöst und läßt sich auch experimentell herbeiführen.

Ist der Ort des Überfalls zu ungedeckt oder sonstwie ungeeignet, so schleppt das kleine Männchen das viel größere und schwerere Weibchen wie einen „leblosen Ball" oft 2 m weit davon. „Die nun folgenden Prozeduren werden von den Männchen mit einer Gewalt und Rücksichtslosigkeit vorgenommen, daß der Zuschauer kaum ein Gefühl des Mitleids mit dem dieser rohen Behandlungsweise ganz machtlos preisgegebenen Weibchen unterdrücken kann." Das Weibchen wird in die richtige Lage, mit dem Bauch nach oben, gezerrt, oft gegen einen Stein gepreßt. Dann werden mit den Cheliceren die Regionen der Bauchhaut, an denen die Genitaldrüsen des Weibchens durchschimmern, gekniffen und gebissen. Hierauf senkt das Männchen mit voller Energie seine Cheliceren in die Genitalöffnung des Weibchens; deren Rand tritt, nachdem dies mehrmals geschehen ist, infolge der Reizung als breiter Wulst hervor.

„Die Erregung des Männchens hat nun ihren Höhepunkt erreicht; zitternd bewegt es beide Maxillarpalpen und hebt den Hinterleib ein wenig, aus dessen Genitalöffnung ein zähflüssiger, klebriger Spermaballen hervorquillt. Kaum ist dieser auf den Boden gelangt, so wird er auch schon blitzschnell von den Cheliceren des Männchens aufgenommen und an die weibliche Genitalöffnung gebracht. Hierauf stopft das Männchen, abwechselnd die rechte und linke Chelicere benutzend, die zähe Spermamasse in die Öffnung hinein, wobei es wieder mit großer Gewalttätigkeit zu Werke geht."

Bei diesen letzten Prozeduren erleidet das Weibchen offenbar Schmerzen; es erwacht aus seiner Erstarrung, sträubt sich und sucht das Männchen abzuwehren. Vorläufig sind diese Versuche vergeblich; noch steht das Männchen über dem Weibchen, fährt fort, den Spermaklumpen mit den Cheliceren in die weibliche Genitalöffnung zu stopfen, deren geschwollene Ränder es schließlich zusammenkneift. Mit gegen die weibliche Öffnung fest gepreßten Cheliceren bleibt das Männchen einige Sekunden regungslos stehen, um dann plötzlich mit einem Sprung mit äußerster Geschwindigkeit und Hast davon zu rennen. Auch das Weibchen springt sofort auf die Füße und läuft hinweg. Doch wehe! wenn ihm jetzt das Männchen noch in die Hände fällt! Die ganze Begattung hat mehrere Minuten in Anspruch genommen.

Auf einer ähnlichen Basis wie diese gewaltsamen Begattungen beruht die so weit bei niederen Tieren verbreitete Befruchtung durch Spermapatronen, sog. Spermatophoren. Die-

selben werden auch vielfach unter Gewaltanwendung in die Geschlechtsöffnungen des Weibchens gestopft oder in deren Umgebung vom Männchen angeklebt. Oft ist die Begattungshandlung bei solchen Formen eine sehr rasch vorübergehende, nur für kurze Zeit können die Männchen sich der Weibchen bemächtigen. Flinkheit, Gewandtheit, gute Sinnesorgane entscheiden darüber, welches Männchen dazu gelangt, im Wettbewerb mit den andern, dem Weibchen seine Spermatophore anzukleben. Mit diesen Vorgängen können wir die Begattung mittels eines sich loslösenden Hektokotylus vergleichen, wie sie bei Tintenfischen vorkommt. Stets bleibt bei dieser Kategorie von Tieren das Weibchen der passive Teil, welcher die Begattung unter Zwang oder infolge von Überrumpelung dulden muß.

Zwang und Gewalt spielen auch noch bei den Wirbeltieren eine sehr große Rolle; wir haben Beispiele dafür bei Fischen, Amphibien und Reptilien kennen gelernt. Ja selbst bei den höchsten Tieren, den Säugetieren, spielen sie noch die wesentlichste Rolle. Die Männchen treiben vielfach ihre Weibchen zusammen und halten sie unter eifersüchtigster Überwachung, sie oft unter brutaler Mißhandlung zur Begattung zwingend. Ja selbst bei den Affen, sogar den Menschenaffen, scheint Gewalt die Methode zu sein, um die Weibchen zur Liebe zu veranlassen; andere Bewerbungskünste scheinen nur eine sekundäre Rolle bei diesen den Menschen am nächsten stehenden Tieren zu spielen.

Es ist ohne weiteres einleuchtend, daß bei denjenigen Tieren, bei denen die Männchen sich mit Gewalt der Weibchen bemächtigen, es für erstere ein Vorteil ist, kräftiger oder besser ausgerüstet zu sein. Wir brauchen nur an alle die polygamen Säugetiere zu denken, deren Männchen um die Weibchen kämpfen, um sich einen Harem zu bilden, um zu verstehen, daß es entschieden ein Vorteil für die Art ist, daß die vollkommen ausgewachsenen starken und gesunden Tiere ihre Eigenschaften auf eine möglichst große Zahl von Nachkommen übertragen. Es ist schon früher mit Recht von verschiedenen Autoren darauf aufmerksam gemacht worden, daß, wenn, was sehr wahrscheinlich ist, bei diesen Vorgängen eine Auslese stattfindet, diese sich in nichts von der natürlichen Zuchtwahl unterscheidet. Bei der Konkurrenz der einzelnen Individuen entscheiden die hervorragenderen Eigenschaften darüber, wer Sieger wird.

Allerdings können wir schon bei solchen Formen beobachten, daß die Kämpfe der Männchen nicht nur deren eigene geschlechtliche Erregung steigern, sondern dieselbe auch auf die bei den Kämpfen anwesenden Weibchen übertragen. So sehen wir denn vielfach an Stelle der Kämpfe mit dem gleichen Endresultat Scheinkämpfe treten. Daß tatsächlich die Anwesenheit bei Kämpfen und Scheinkämpfen die Weibchen zur Begattung geneigt macht, dafür sprechen viele Beobachtungen an Aquarienfischen, an Hühnervögeln, an Hirschen, Gemsen, Wildschafen, Steinböcken und vielen anderen Huftieren. Ja es gibt gewisse Beobachtungen, welche in drastischer Weise dafür sprechen, daß die Anwesenheit bei den Kämpfen die Weibchen in den Erregungszustand versetzt, der sie zur Begattung geneigt macht. Bei Hühnervögeln, bei Hirschen, Gemsen, Wildpferden kommt es nicht selten vor, daß, während die alten Männchen aufs erbittertste miteinander kämpfen, die erregten Weibchen sich einem zufällig anwesenden oder durch den Kampf angelockten, schwachen, jungen Männchen hin-

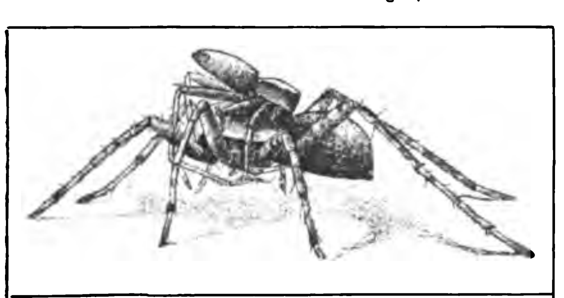


Abb. 405. Wolfsspinne *Lycosa saccata*. Pärchen in Begattung. Das kleine ♂ ist dem ♀ auf den Rücken gesprungen. Nach Emerton aus Mc. Cook.

geben, das sonst niemals ein Weibchen erlangt hätte. Es profitiert also von der allgemeinen geschlechtlichen Erregung, welche durch die Produktionen der sexuell erregten Männchen verbreitet wird.

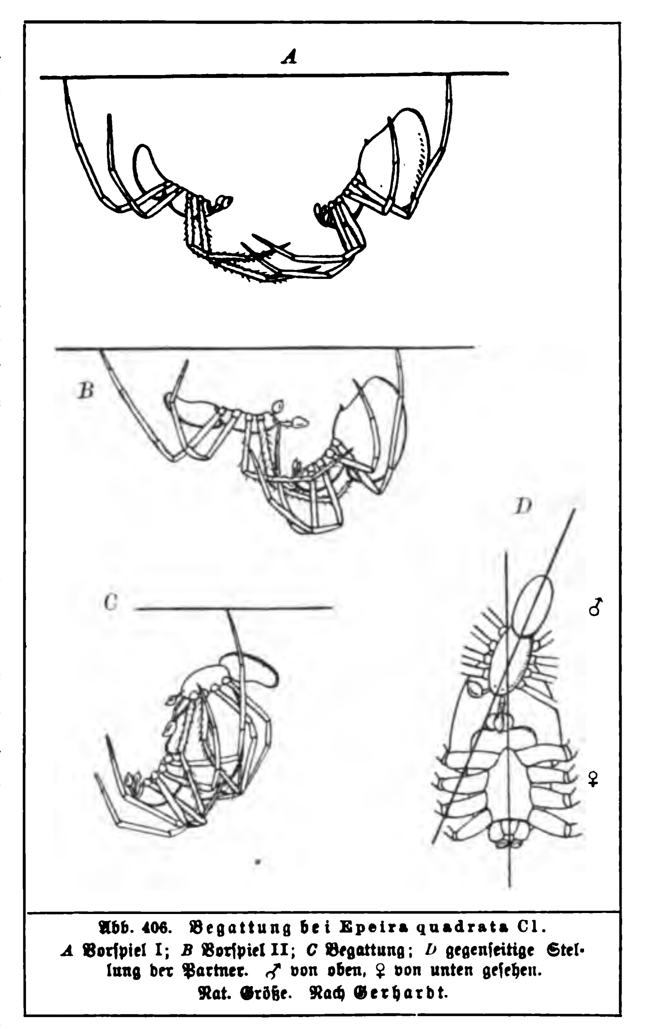


Abb. 406. Begattung bei Epeira quadrata Cl. A Vorspiel I; B Vorspiel II; C Begattung; D gegenseitige Stellung der Partner. ♂ von oben, ♀ von unten gesehen. Nat. Größe. Nach Gerhardt.

Bei den höheren Tieren sehen wir mehr und mehr die Kämpfe und die rohe Gewalt durch alle möglichen Produktionen ersetzt werden, welche die Männchen in Gegenwart oder doch in der Nachbarschaft der Weibchen ausführen. Solche Handlungen sind noch relativ selten bei den Arthropoden. Wir sahen sie nur bei wenigen der höchsten Crustaceen, dagegen sind sie schon häufiger bei Arachniden und bei Insekten.

Gerade bei den Arachniden sind die Vorgänge, welche der Begattung vorausgehen, ganz besonders lehrreich. Wir haben vorhin bei Galeodes ein Beispiel kennen gelernt, bei welchem Gewalt und Überrumpelung den ganzen Vorgang beherrschten. Ähnliches kommt bei allen Spinnentieren vor, aber mit welch eigenartigen Handlungen und Bewegungen der Männchen ist die Vorbereitung zur Begattung kompliziert!

Es ist bekannt, daß bei den Spinnen die Liebe ein für die Männchen sehr gefährliches Geschäft ist. Die Weibchen, deren ganze Instinkte auf den Nahrungserwerb eingestellt sind, stürzen auf jedes lebende Wesen, das in ihren Bereich gerät, und welches sie zu überwältigen vermögen. Sie machen auch mit den Männchen keinen Unterschied, wenn nicht gewisse Voraussetzungen erfüllt sind. So werden denn sehr viele Männchen von den Weibchen getötet und gefressen, wenn letztere entweder schon befruchtet oder aus irgendeinem Grunde nicht zur Begattung bereit sind. Zur Hauptbegattungszeit bei unseren Radnetzspinnen sieht man viele Männchen umherstreifen und die von den Weibchen gebauten Netze absuchen. Um jene Zeit machen die jungen Weibchen eine Häutung durch, zu welcher sie sich bei Epeira quadrata und Epeira diademata in das Wohnnetz zurückziehen. Speziell bei Epeira quadrata ist dieses Wohnnetz sorgfältig gebaut und glockenförmig; während das Weibchen tagelang regungslos unter seiner Glocke sitzt, wird das Radnetz zerstört. Gerhardt hat beobachtet, daß oft mehrere reife Männchen in unmittelbarer Nachbarschaft des Netzes auf den Abschluß der Häutung des Weibchens warten; erst nach der Häutung ist es nämlich begattungsfähig. Gleich nach vollendeter Häutung webt es sich ein neues Radnetz, wobei es oft schon durch die Annäherungsversuche des Männchens verhindert wird. Kommt ein

Männchen zu einem von einem jungen befruchtungsfähigen Weibchen bewohnten Netz, so befestigt es an dessen Rand einen besonders starken Faden, den „stärksten, den man überhaupt an Kreuzspinnengeweben sehen kann"; wie Menge sich ausdrückt: „er dient ihm als Lebens- und Liebesbrücke". Mit Hilfe dieses Fadens sucht das Männchen die Aufmerksamkeit des Weibchens auf sich zu lenken, indem es an ihm zerrt und mit seinen beiden langen vorderen Beinpaaren ruckweise rhythmische Bewegungen ausführt. Hat das Weibchen das Männchen bemerkt, so kommt es ihm entgegen und läßt sich von ihm betasten. Bei genauer Beobachtung kann man oft feststellen, daß beide Tiere sehr mißtrauisch gegeneinander sind. Selbst, wenn das Weibchen zur Begattung geneigt ist, braucht es das Männchen als solches noch nicht sicher erkannt zu haben. Jeden Moment kann von ihm ein Angriff ausgehen, der dem Männchen das Leben kosten würde. So ist das letztere denn bereit, sich in jedem Augenblick davon zu machen. Es gibt allerdings Temperamentsunterschiede bei den verschiedenen Arten; die Männchen von Epeira diademata Cl. sind nach Gerhardt viel zudringlicher als die schüchternen Männchen von Epeira quadrata Cl.

An dem Liebesfaden haben beide Geschlechter einander sich genähert. Ist das Weibchen nicht von vornherein abweisend, dann avanciert das Männchen, indem es erregte Bewegungen mit allen Beinen und mit dem Hinterleib ausführt (Abb. 406 A). Darauf bleibt es ruhig stehen. Nun zeigen sich beim Weibchen die ersten Anzeichen der Willfährigkeit. Es beginnt mit den beiden vorderen Beinpaaren zu zucken, und daraufhin erfolgt eine weitere Annäherung des Männchens, schließlich in einem kurzen heftigen Sprung (Abb. 406 B). Also auch hier haben wir am Schluß des Vorgangs eine gewisse Gewalttätigkeit; denn nun läßt das Männchen das Weibchen nicht mehr los, bis es seinen Taster eingeführt hat (Abb. 406 C u. D). Nicht immer läuft der Vorgang so regulär ab; die Weibchen verlieren oft die Geduld, kehren ins Netz zurück, um erst wieder durch neue Signale des Männchens hervorgelockt zu werden.

Bei denjenigen Spinnenarten, welche keine Netze bauen, so z. B. bei den Wolfsspinnen (Lycosidae) und bei den Springspinnen (Attidae) sind die Paarungsgewohnheiten sehr abweichend, da ein Netz und überhaupt Gewebe bei ihnen keine Rolle spielen. Bei den Lykosiden springt das Männchen auf den Rücken des Weibchens und läßt sich von ihm rittlings davon tragen (Abb. 405). Auch hier haben wir also wesentlich Gewaltanwendung. So ist es auch zum Teil bei den Attiden, wir werden aber gleich sehen, daß bei den letzteren an deren Stelle höchst seltsame Gewohnheiten treten können. Ehe wir diese aber erörtern, wollen wir in Kürze die absonderlichen Liebesspiele einer theraphosiden Spinne schildern, nämlich von Dugesiella hentzi (Girard) aus Texas, einer Verwandten der Vogelspinnen, welche neuerdings Petrunkewitsch beschrieben hat. Die Theraphosiden sind schlecht sehende, nächtliche Formen, bei denen der Tastsinn die Hauptrolle spielt. Männchen und Weibchen dieser großen Spinnen kommen nur zur Begattungszeit zusammen. Dann benehmen sie sich sehr eigenartig. Ein unreifes Weibchen oder ein solches, welches sich, obwohl reif — dem Männchen gegenüber abweisend verhält, ist für letzteres sehr gefährlich, da es sich sofort zur Wehr setzt und den Begegner eventuell tötet. Weibchen tun sich untereinander niemals etwas zuleide. Ist das Weibchen reif und „gewillt", das Männchen zuzulassen, so behandelt es jenes nicht als Feind. Es nimmt zwar im ersten Moment eine Abwehrstellung ein, gibt sie aber bald wieder auf. Das Männchen hat, ehe es auf die Suche nach dem Weibchen ging, eine eigenartige Prozedur durchgemacht. Eines Tages wurde es unruhig und baute im Freien, bei Tageslicht, allerdings nicht in der grellen Sonne, ein schief geneigtes festes Netz, das Spermanetz. Nachdem es unter dasselbe gekrochen war und sich von seiner Festigkeit

überzeugt hatte, stieg es auf die Oberseite und deponierte dort einen $1/_3$ ccm großen Spermatropfen. Dann streckte es die Palpen unter das Netz gegen den Tropfen, der in die Palpen gesogen wurde, was 1—2 Stunden dauerte. Dann verließ das Männchen das Spermanetz, um es nie wieder aufzusuchen; vor einer neuen Befruchtung baut es stets ein neues Spermanetz. Erst 24 Stunden nach dem Verlassen des Spermanetzes scheint in ihm die Brunst zu erwachen; erst dann beginnt es unruhig umherzuwandern und ein Weibchen zu suchen. Stößt es zufällig mit seinen langen Vorderbeinen an ein solches, so beginnt es sofort mit den „Werbungsbewegungen", d. h. es trommelt mit den vier vorderen Beinen eifrigst auf das Weibchen los. Berührt es ein Weibchen zufällig zuerst mit den Hinterbeinen, so verliert es häufig den Kontakt mit ihm. Sonst rückt es dem retirierenden Weibchen nach, emsig mit den Vorderbeinen weiter trommelnd. Das Weibchen nimmt zuerst Bereitschaftsstellung ein; dann hebt es sich hoch auf die Hinterbeine, die vorderen in die Höhe reckend. Schließlich öffnet sie ihre Cheliceren, die sofort vom Männchen mit den Haken der Vorderbeine erfaßt werden. Diese Haken sind also nur eine jener oben erwähnten Einrichtungen zum Erfassen der Weibchen, gleichzeitig hier aber als ein Schutz der Männchen gegen die gefährlichen Beißwerkzeuge der Weibchen zu betrachten. Danach zwingt das Männchen den Cephalothorax des Weibchens heftig zurück, indem es ihm eifrig mit den Patellen seiner Palpen auf die Brust trommelt. Dann führt es den einen Palpus in die Genitalöffnung des Weibchens ein, das sofort mit jedem Widerstand aufhört und dessen sämtliche Körpermuskeln plötzlich erschlaffen, so daß die Beine einfach hinter dem Körper herschleifen. Der Koitus dauert etwa $1/_2$ Minute. Das Sperma füllt je ein Rezeptakulum, dessen Wände von Sinnesorganen bedeckt sind. Manchmal wird beim gleichen Weibchen nach vorhergehender erneuter Betrommelung des Sternums auch noch der zweite Palpus eingeführt.

Unmittelbar nach dem Koitus, nachdem die Erschlaffung des Weibchens aufgehört hat, weichen beide Geschlechter mit plötzlichem Sprung auseinander. Das Männchen zeigt nur so lange Brunst, als seine Palpen spermaerfüllt sind. Ehe es ein neues Spermanetz baut, vergehen immer einige Tage nach einer vollzogenen Begattung.

Auch hier lernen wir also eine Kombination von Werbungskünsten mit Gewaltanwendung kennen.

Ganz im Gegensatz zu dem Benehmen dieser schlecht sehenden Spinnen steht dasjenige der Springspinnen oder Attiden. Wir haben früher schon erwähnt, daß diese Tiere große Augen haben, und alle Beobachter stimmen darin überein, daß ihr Benehmen auf sehr gutes Sehen hinweist. Ja, Versuche der unten erwähnten Autoren haben gezeigt, daß bei Individuen, deren Augen mit einer Lackschicht bedeckt wurden, die Liebesspiele versagen. Bei diesen Spinnen sind, wie schon im ersten Band, S. 488, erwähnt wurde, die Männchen vielfach von den Weibchen sehr abweichend gebaut und von ihnen durch auffallende Farben und seltsame Formen ausgezeichnet. Das Auffallende ihrer Erscheinung wird noch weiterhin dadurch gesteigert, daß nach den ausgezeichneten Beobachtungen von Herrn und Frau Peckham an nordamerikanischen Arten diese Männchen vor den Weibchen ganz seltsame Stellungen annehmen und Bewegungen ausführen. Es sind regelrechte Liebestänze, die hier vorkommen und uns direkt an das erinnern, was wir früher bei den Vögeln kennen gelernt haben.

So konnten die Peckhams z. B. nachweisen, daß bei Saitis pulex ein Männchen ein Weibchen schon auf 25 cm Entfernung erkannte, worauf es erregt nahe an dasselbe heranlief, um dann in einem Halbkreis um es herumzutanzen; das Weibchen wandte ihm unterdessen immer die Augen zu. Alle Beine der linken Seite wurden ausgestreckt samt dem Palpus, während die beiden vorderen Beine und der Palpus der rechten Seite eingeschlagen



Abb. 407. Balzstellungen männlicher Springspinnen (Attidae). *A* Marptusa familiaris ♂ (rechts) vor dem Weibchen; *B* Habrocestum splendens ♂. Etwas vergr. Nach Peckham.

wurden. Das Tier beugte sich so weit auf die Seite, als es nur konnte, ohne das Gleichgewicht zu verlieren, und traversierte in dieser Stellung in einem Halbkreis in der Richtung der gebeugten Seite. Nachdem es einen Weg von 5 cm zurückgelegt hatte, kehrte es Haltung und Richtung der Bewegung um und wiederholte dieses Manöver dutzende Male. Ein Männchen führte es sogar 111 mal hintereinander aus. Zum Schluß kommt es dem Weibchen näher, und wenn es ganz nahe ist, beginnt es wie toll um es herumzuwirbeln, und sie tut mit. Erst danach wird das Männchen zugelassen.

Bei einer Icius-Art, die sonst sehr selten beobachtet wurde, sahen die Peckhams plötzlich zur Begattungszeit Männchen und Weibchen in großen Massen an den Zäunen der Farmen auftreten. Auch bei dieser Art tanzt das Männchen ganz ähnlich wie bei der vorher erwähnten, während das Weibchen mit erhobenen Vorderbeinen vor ihm flach auf dem Boden liegt. Das Männchen tanzt auf den sechs Hinterbeinen, die Vorderbeine werden hoch in die Höhe gehoben und berühren sich an den Spitzen. Bei dieser Art kommen auch Kämpfe zwischen den Männchen vor, die aber niemals mit Verletzung endigen und scheinbar nur eine Vorstellung vor dem Weibchen darstellen (Abb. 409). Bei den meisten tanzenden Springspinnen sind die Männchen durch weiße oder farbige Haarsäume am Kopf, den Palpen und Vorderbeinen ausgezeichnet (Abb. 407 A u. 408 C). Dieselben kehren sie bei ihren Tänzen immer den Weibchen zu. Bei Habrocestum splendens dagegen hat das Männchen ein sehr auffallend gefärbtes Abdomen. Man hat bei seinem Tanz direkt den Eindruck, als wolle es mit demselben dem Weibchen imponieren. Denn es bleibt oft mitten im Tanz stehen, hebt den Hinterleib hoch in die Höhe und bleibt eine halbe Minute regungslos so stehen (Abb. 407 B). Ja, oft kehrt es sogar bei diesen Tanzbewegungen dem Weibchen seine glänzende Rückenseite zu.

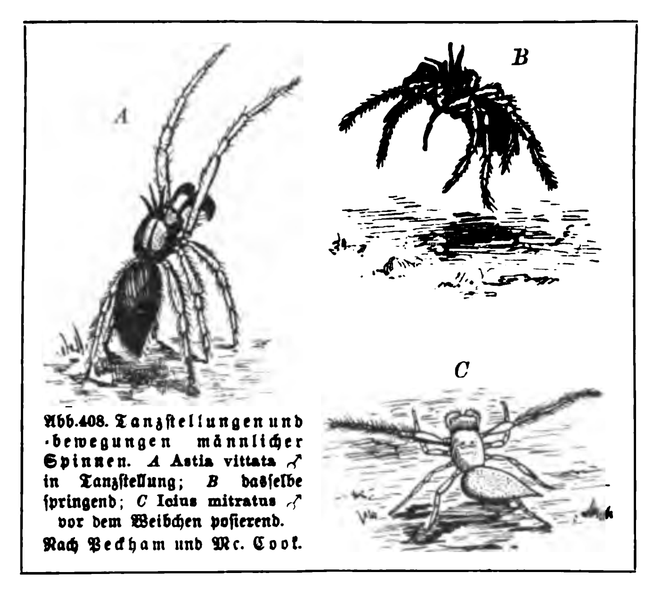


Abb. 408. Tanzstellungen und -bewegungen männlicher Spinnen. *A* Astia vittata ♂ in Tanzstellung; *B* dasselbe springend; *C* Icius mitratus ♂ vor dem Weibchen posierend. Nach Peckham und Mc. Cook.

Diese Beispiele zeigen uns deutlich, wie bei den Spinnen die gewöhnlichen Instinkte und die normalen Reflexe des Weibchens durch bestimmte Handlungen des Männchens entweder unterdrückt oder in andere Bahnen gelenkt werden. Entweder wird das Weibchen von dem Männchen durch Gewandtheit oder Zwang verhindert, seinem Instinkt zur Flucht, zum Verbergen

oder zum Nahrungserwerb nachzugeben. Oder statt des Zwanges treten andere Mittel ein, durch welche das Weibchen in eine Art von Rausch versetzt wird, welche ebenfalls die Ausübung der üblichen Instinkttätigkeiten unterdrückt.

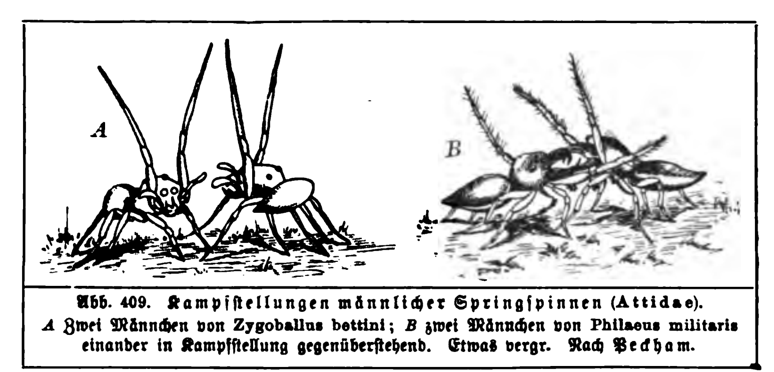


Abb. 409. Kampfstellungen männlicher Springspinnen (Attidae). *A* Zwei Männchen von Zygoballus bettini; *B* zwei Männchen von Philaeus militaris einander in Kampfstellung gegenüberstehend. Etwas vergr. Nach Peckham.

Eine ähnliche Stufenfolge, wie wir sie hier bei den Spinnen kennen gelernt haben, können wir auch bei den Insekten feststellen. Auch hier sind, wie wir früher kennen gelernt haben, Gewandtheit und Gewalt die am häufigsten von den Männchen angewandten Mittel. Aber gerade die Schmetterlinge liefern uns Beispiele für das allmähliche Emporsteigen der Werbungsgewohnheiten auf eine höhere Stufe. Da können wir speziell beobachten, daß bei den niederen und kurzlebigen Formen, speziell unter den Heteroceren, die Vorbereitungen zur Paarung sehr kurze Zeit dauert, während die Papilioarten, die Eisvögel und anderen Tagschmetterlinge sich oft tagelang in Liebesspielen umgaukeln, ehe die Höhe der Brunst erreicht wird.

Bei all diesen Tieren sehen wir also Eigenschaften, welche auch bei ihren in bezug auf die Liebesgewohnheiten niedriger stehenden Verwandten vorhanden waren, in eine besondere Beziehung zu den Vorbereitungen zur Paarung treten. Alle möglichen sekundären geschlechtlichen Merkmale, welche ursprünglich nur in der Grundanlage der Geschlechter enthalten waren, oder welche eventuell nur dazu dienten, die beiden Geschlechter zusammenzuführen, sehen wir in den intimeren Dienst der Paarung gezogen. Dasselbe tritt uns auch bei den Wirbeltieren entgegen. Wir haben früher viele Beispiele von solchen Werbegewohnheiten bei Fischen, einige auch bei Amphibien und Reptilien kennen gelernt. Aber auch unter den Wirbeltieren sind es die höchststehenden Formen, bei denen die Werbegewohnheiten ihre höchste Verfeinerung erlangt haben. Bei Vögeln und Säugetieren begegneten uns die seltsamsten Paarungsgewohnheiten. Und zwar müssen wir hervorheben, daß die Vögel, die wir sonst unter die Säugetiere zu stellen pflegen, in dieser Beziehung die letzteren weit übertreffen. Auch bei ihnen spielen immer noch Gewandtheit und Gewalt bei der Paarung eine Rolle. Aber bei den höheren Formen sehen wir immer mehr die Künste die rohe Kraft verdrängen. Es scheint bei genauer Beobachtung kein Zweifel darüber möglich, daß diese Künste tatsächlich der Steigerung der Erregung in beiden Geschlechtern dienen. Zunächst beim Männchen, dann aber auch beim Weibchen. Diese Erregung führt dazu, daß das Weibchen seine Selbsterhaltungsinstinkte im Interesse der Erhaltung der Art überwindet. Natürlich ist dabei an einen vollkommen unbewußten Vorgang zu denken. Die Betäubung, die wir als Folge der Handlungen der Männchen bei den Weibchen vielfach beobachten konnten, unterdrückt jene für das Individuum wichtigeren Instinkte.

Diese meine Annahme wird, wie ich nachträglich sehe, durch eine sorgfältige Untersuchung des vorzüglichen amerikanischen Forschers Yerkes sehr unterstützt. Derselbe hat den Einfluß des Quakens auf die Frösche einer Analyse unterworfen. Er stellte fest, daß bei Rana clamitans, einem amerikanischen Frosch, Schall eine Modifikation der Reaktionen auf Reize bewirkt. Der Schallreiz bewirkt eine erhöhte Reizbarkeit für Berührungsreize; mit

dem Schallreiz zusammenwirkend führt ein Berührungsreiz eine viel stärkere Bewegung herbei als ohne diesen. Es ist also eine sog. „Bahnung" eingetreten. Das ist aber nur der Fall, wenn ein kurzes Intervall zwischen akustischem und Berührungsreiz liegt. Bei längerem Intervall erfolgt eine Hemmung. Dabei ergab sich das uns hier besonders interessierende, wichtige Resultat, daß die Bahnung für Männchen stärker, daß dagegen bei Weibchen die Hemmung stärker und dauernder ist. „Dieser Umstand deutet offenbar an, daß die Männchen durch gewisse Schallreize zur Aktivität angeregt werden, während diese bei den Weibchen durch ähnliche Schallreize herabgesetzt wird." Wenn auch der Autor keine Schlüsse aus diesen Ergebnissen für die Wirkung des Quakens im Geschlechtsleben der Tiere gezogen hat, so leuchten die Zusammenhänge doch ohne weiteres ein. Bahnung ist auch sonst auf chemische, optische und andere Reize hin nachgewiesen worden. Vielleicht gestattet uns eine weitere Verfolgung dieser nervenphysiologischen Tatsachen tiefer in das Wesen der Beziehungen der Geschlechter zueinander einzudringen.

Die Bedeutung, welche demnach die Werbehandlungen für die Gesamtart besitzen, gibt sich auch darin kund, daß bei vielen Formen die Werbungshandlungen der Männchen nicht auf einzelne Weibchen einwirken, sondern auf die Gesamtheit der in einem bestimmten Gebiete vorhandenen Weibchen. So sehen wir denn derartige Gewohnheiten und Künste ganz besonders bei geselligen Arten und solchen, welche zur Paarungszeit größere Versammlungen bilden, entwickelt. Schon aus dieser Auffassung, daß die Künste der Männchen in der Mehrzahl der Fälle nicht auf ein einzelnes Weibchen wirken sollen, folgt, daß ich nicht an eine sehr weitgehende Wirkung einer Wahl des Männchens durch das Weibchen glaube. Es gibt ja wohl Fälle, in denen man den Eindruck hat, als bevorzugten die Weibchen gewisse besonders ausgezeichnete Männchen. Es sind das aber meistens Männchen, welche durch Kraft und Gewandtheit ihren Nebenbuhlern überlegen sind. Man muß zugeben, daß oft nicht ein Kampf den Sieg der Konkurrenten entscheidet, sondern daß die Weibchen durch das imponierende Auftreten eines besonders ausgezeichneten Männchens mitgerissen werden. Da auch bei den Scheinkämpfen, Tänzen und anderen Liebesspielen ein Imponieren der Männchen untereinander und den Weibchen gegenüber eine gewisse Rolle spielt, so könnte man wohl an eine gewisse Auswahl bevorzugter Männchen durch die Weibchen denken. Wenn man Tiere aber viel in der Natur beobachtet hat, so gelangt man zu dem Resultat, daß dieses Wählen der Weibchen keine allzugroße Bedeutung besitzt.

So komme ich denn zu dem Schluß, daß die Künste, Kämpfe und sonstigen Prozeduren der Männchen nur einen Ersatz für die Gewaltanwendung bei der Werbung um die Weibchen darstellen. Sie sind andere Mittel, um die Selbsterhaltungsinstinkte des Weibchens zu überwinden. Somit kann es vollkommen unter dem Einfluß der natürlichen Zuchtwahl geschehen sein, daß diese Gewohnheiten sich ausgebildet haben. Infolge des Ersatzes der Gewaltanwendung und des Kampfes durch sie mußte eine Menge von Verletzungen und Todesfällen den betreffenden Tierarten erspart werden. Somit war die Basis gegeben, welche ihre Entwicklung wenigstens erlaubte. Es scheint mir aber nicht sehr wahrscheinlich, daß wir letztere allein durch natürliche Zuchtwahl erklären können. Ehe wir tiefer in das Verständnis dieser Vorgänge eindringen, müssen unsere Kenntnisse von den Temperamentäußerungen der Tiere und überhaupt über die verschiedenen Gebiete der Tierpsychologie bedeutend vertieft worden sein. Daß Gewaltanwendung und Künste bei den Paarungsgewohnheiten der Tiere nicht in einem ernsthaften Widerstreit gestanden haben können, beweist schon die Tatsache, daß auch bei den höchststehenden Tieren beide Gruppen von Paarungshandlungen in gleicher Verbreitung vorkommen.



Abb. 410. Kraniche auf dem Zug.

5. Kapitel.

Tierwanderungen.

Im allgemeinen nehmen wir an, daß eine Tierart ihren bestimmten Wohnbezirk hat, und daß sie denselben dauernd beibehält. Gewisse Tatsachen lassen diese Ansicht als berechtigt erscheinen, allerdings mit Beschränkungen, welche biologisch sehr bedeutsam sind.

Jeder Naturfreund, welcher sich für irgendeine Gruppe des Tierreichs interessiert, weiß bestimmte Fundorte anzugeben, an denen besondere Arten mit Sicherheit anzutreffen sind, und das gilt nicht nur für Arten von größerem Verbreitungsgebiet, welche mit einem hohen Grad von Wahrscheinlichkeit überall da zu finden sind, wo die für sie geeigneten Lebensbedingungen gegeben sind. So finden wir ja in allen Wassertümpeln auf der Erde, je nach ihrer Größe eine aus ganz bestimmten Arten zusammengesetzte kosmopolitische Kleintierwelt. In ganz Mitteleuropa gibt es auf allen Feldgebieten Feldhasen, in allen lichten Wäldern Rehe, auf Kalkboden gewisse Schneckenarten, die auf Urgestein vollkommen fehlen und durch andere Arten dort ebenso regelmäßig ersetzt sind. Wo bestimmte Futterpflanzen häufig wachsen, kann man mit Sicherheit die von ihnen abhängigen Insekten usw. antreffen, und wer je in einer zoologischen Station am Meer gearbeitet hat, der weiß, daß man in solchen Instituten auf Grund langjähriger Erfahrungen mit Sicherheit angeben kann, an welcher Stelle, in welcher Tiefe, auf welcher Grundart des umgebenden Meeresabschnittes man bestimmte Tierarten mit Sicherheit fischen kann.

Nicht nur eine derartige biologisch bedingte Fundortkonstanz gibt es, sondern auch eine viel enger umschriebene, man möchte sagen rein geographische Fundortkonstanz. Ich möchte von ihr nur einige charakteristische Beispiele geben, welche zugleich dadurch von Interesse sind, daß sie auf Beobachtungen fußen, die sich über einen längeren Zeitraum verteilen. Je nach ihrer Lebensweise und ihren Körpereigenschaften sind ja die Tiere in verschieden hohem Grade freizügig, an anderer Stelle wird dieser Unterschied zwischen freizügigen und ortssässigen Tieren ausführlicher erörtert.

Nun gibt es aber Tiere, welche, obwohl Lebensweise und Körpereigenschaften sie nicht wesentlich von ihren nächsten Verwandten unterscheiden, dennoch ein ganz beschränktes Verbreitungsgebiet haben, und das ist oft der Fall in Gegenden, in denen keinerlei geographische Hindernisse die weitere Verbreitung der Art hemmen, also nicht nur auf ozeani=

schen Inseln, isolierten Bergen, in Binnenseen usw. Die Gesamtheit der biologischen Faktoren, welche wir in den meisten Fällen gar nicht im einzelnen kennen, engen solche Tiere auf ihr beschränktes Verbreitungsgebiet ein; so findet man in Südamerika Kolibriarten von so umschriebener Verbreitung, daß sie etwa nur auf einem Vulkan, auf einer Gebirgskette oder in einem Hochtal vorkommen. Die wundervolle Loddigesia mirabilis (Bourcier) hat man bisher nur im Tale von Chachapoyas in Nordperu, Oreonympha nobilis Gould nur auf dem Hochplateau von Cuzco und zwar seit langer Zeit immer wieder getroffen. Ähnliches gilt für viele der zahlreichen seltenen Paradiesvogelarten Neu-Guineas. Astrapia Rothschildi Förster und Parotia Wahnesi Rothschild ist nur aus dem Rawlinsongebirge in Neu-Guinea bekannt, die schöne Macgregoria pulchra de Vis ist nur am Mount Scratchley, Paradigalla carunculata Less. nur im Arfakgebirge im östlichen Neu-Guinea zur Beobachtung gelangt.

Die folgenden Beispiele sind vielleicht besonders interessant, weil genaue historische Daten vorliegen. Pipra opalizans Pelz., ein schöner, auffallender und glänzender Vogel, war im Jahre 1835 von Natterer in Brasilien östlich von Para im Mündungsgebiet des Amazonas entdeckt worden; der Vogel blieb verschollen bis zum Jahre 1894, wo er genau in derselben Gegend von A. Schulz wieder entdeckt wurde. Seither haben ihn Robert Hoffmanns und Snethlage 1904 und 1905 sowie Lorenz Müller 1911 genau in derselben Region wiedergefunden. Ein ebenso schöner und auffallender Vogel, die Pipra nattereri, war von demselben Natterer im Jahre 1829 bei Borba am Rio Madeira entdeckt worden, und das nächste Exemplar, welches von dieser Art bekannt wurde, wurde 1906 genau am selben Platz erlegt.

Nicht weniger auffallende Konstanz des Fundorts wurde für zahlreiche Wirbellose des Landes und des Meeres festgestellt; für viele seltenere Schmetterlinge und Käfer gibt es eng umschriebene Fundplätze, welche nur in den Kreisen einzelner Entomologen und Konchyliologen durch mündliche Überlieferungen bekannt sind. Ich erinnere nur an die Monterosakäfer und an die Fundplätze seltener Schnecken am Monte Baldo und in anderen Gegenden der Alpen.

Diesen Tatsachen stehen andere gegenüber, welche zeigen, daß Tierarten an Stellen, an denen sie früher in großer Menge vorkamen, vollkommen verschwinden, obwohl sie in der Nachbarschaft noch geeignete Existenzbedingungen finden. In der Avatcha-Bucht in Kamtschatka war eine eigenartige Krabbe (Telmessus cheiragonus) zur Zeit Stellers so häufig, daß sie ein Hauptnahrungsmittel bildete, später wurde sie von der amerikanischen Expedition, deren Ausbeute Stimpson beschrieb, und von Beechey an der gleichen Stelle gar nicht gefunden. An der Küste von Nordamerika fand der Fischereidampfer Fish-Hawk im Jahre 1880 unter 40° Nord am Grunde die Galatheide Munida iris so massenhaft, daß dies Vorkommen vollkommen den Charakter der Bodenfauna bestimmte. Zwei Jahre später konnte der „Albatroß" auf demselben Grunde kein Exemplar mehr erbeuten, dagegen wurde die Art 3° weiter südlich (37° Nord) in großer Menge gefunden. Der Fisch Lopholatilus chamaeleonticeps wurde 1880 ebenfalls massenhaft an der gleichen Stelle (40° Nord) gefunden. Kurze Zeit darauf fand ein Schiff die Oberfläche meilenweit mit toten Exemplaren dieses Fisches bedeckt. Immer wieder suchte der „Albatroß" auf diesen Gründen in den folgenden Jahren nach Munida und Lopholatilus, sie wurden nicht mehr gefunden; der Fisch auch nicht südlich, wo Munida iris sich ja fand.

Hier wurden also offenbar Tiere aus ihren altangestammten Wohngründen durch irgendeine Katastrophe vertrieben. So können oftmals Naturereignisse lokale Wanderungen

einer Tierart bedingen. Am augenfälligsten werden solche Erscheinungen, wenn große Ereignisse: Überschwemmungen, Steppen-, Prärie- oder Waldbrände oder Vulkanausbrüche die Tiere in panischem Schrecken aus ihren Wohnorten vertreiben. In den meisten Fällen können wir aber bei Tierwanderungen den äußeren Anstoß nicht so ohne weiteres erkennen, und vor allem wird die Erklärung schwierig bei solchen Tierwanderungen, welche sich periodisch wiederholen.

Ganz unregelmäßig auftretende Wanderungen sind vor allen Dingen bei Insekten nachgewiesen worden: große Schwärme von Schmetterlingen treten in allen Gegenden der Erde gelegentlich auf und überraschen den Beobachter durch die Gleichmäßigkeit ihres Wanderzuges. Zu vielen Tausenden, ja Hunderttausenden oder Millionen sieht man die Tiere in so gleichmäßigem Zuge in einer bestimmten Richtung wandern, daß man unwillkürlich den Eindruck bekommt, als folgten sie einem übergeordneten Kommando. So waren im Jahre 1908 die inneren Straßen von München einmal von ungeheuren Schwärmen von Kohlweißlingen erfüllt; Bates berichtet, daß Schmetterlinge aus der Gattung Callidryas zuzeiten in großen Schwärmen über den Amazonas fliegen, riesige Scharen, die ausschließlich aus Männchen bestehen, bedecken dann wie Krokusblüten den Sandstrand. Ebenfalls aus dem Amazonastal berichtet Göldi über einen Fall gleichzeitiger Wanderung zweier Schmetterlingsarten Catopsilia statira Cr. und Eurema albula. Möglicherweise handelt es sich in diesem Falle um Ansammlungen, welche durch die Blüten des zur gleichen Zeit blühenden Araparybaumes angelockt werden. So könnte man sich wenigstens eine Vorstellung machen, welche Ursache für die Massenwanderung verantwortlich ist. Ganz rätselhaft ist aber der Kausalzusammenhang bei den Insektenwanderungen, welche Vosseler in Usambara in Deutsch-Ostafrika beobachtet hat. Er hat die Schmetterlinge Libythia laius Trimen, Pieris mesentina Cr., Asterope boisduvali Walcker sowie Andronymus neander Plötz, die sonst bei Amani gar nicht oder sehr selten vorkamen, in riesigen Scharen in einer Höhe von 900—1100 Metern über dem Meere gegen den Wind dahinwandern sehen.

Das steht in interessantem Gegensatz zu den Mitteilungen W. H. Hudsons über Wanderungen von Libellen in Argentinien. Auch in Europa sind ja wiederholt große Schwärme von Libellen beobachtet worden, doch existieren darüber keine sehr genauen Aufzeichnungen. Hudson hat dagegen in Argentinien zahlreiche solcher Wanderungen, welche dort in jedem Spätsommer sich wiederholen, beobachtet und gewisse Gesetzmäßigkeiten festgestellt. Er fand, daß die Züge aus vielen Tausenden von Libellen, welche zu verschiedenen Arten gehören, zusammengesetzt sind. Bei weitem die häufigste Form im mittleren Argentinien ist Aeschna bonariensis Raml; aus ihr besteht die Hauptmasse der Züge, mehrere andere Formen aber haben sich ihr angeschlossen, darunter auch einige sehr seltene in einzelnen Individuen. Und alle die Tiere fliegen in geschlossener Masse, als gehorchten sie einem geheimnisvollen Zwange, von Südwesten nach Nordosten. Wenn sie erscheinen, können die gröberen Sinneswerkzeuge des Menschen noch nichts von der sie treibenden Kraft wahrnehmen, aber ganz regelmäßig fliegen diese Libellenschwärme dem Südwestwind voran: eine Viertelstunde, nachdem der Schwarm aufgetreten ist, setzt ein heftiger Sturm ein, der gefürchtete Pampero. Vor ihm, den sie früher bemerkt haben als der Mensch, fliehen die Libellen; denn, wo sie einen Schlupfwinkel finden, ein Gehölz, ein Gebüsch, ein Röhricht, da klammern sie sich ängstlich an. Wie glitzernde Guirlanden zu Hunderttausenden die Pflanzen überziehend, verharren sie an solchen Orten, bis der Sturm vorüber ist. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß manche Tiere mit besonders feinen Sinnesorganen ausgestattet sind, die es ihnen er-

lauben, Schwankungen des Luftdruckes, Veränderungen der Luftelektrizität und andere Ereignisse in ihrer Umgebung wahrzunehmen, welche dem Menschen verborgen bleiben, solange nicht sorgsam konstruierte Instrumente sie ihm verraten. Neuere Untersuchungen an Schmetterlingen z. B. haben an deren Flügeln eigentümliche Organe kennen gelehrt, von denen der Entdecker annimmt, daß sie geeignet sein müssen, Schwankungen des Luftdruckes wahrzunehmen. Es sind dies allseitig geschlossene Bläschen, deren Wand mit stiftchentragenden Sinneszellen in Verbindung gesetzt ist, so daß Ausdehnung und Zusammenziehung der Bläschen einen Nervenreiz verursachen müssen. Ausdehnung und Zusammenziehung der Bläschen muß aber durch Luftdruckschwankungen veranlaßt werden.

In all den oben angeführten Fällen sind es von außen einwirkende Mächte in der Umgebung der Tiere, die sie aus ihrem Wohngebiet vertreiben. Wir können aber auf Grund von solchen Erscheinungen nur eine Anzahl der beobachteten Tierwanderungen erklären. Für die meisten und speziell für die regelmäßigen Tierwanderungen müssen wir von anderen Erklärungsprinzipien Gebrauch machen. Alle beweglichen Tiere zeigen die Tendenz zu gewissen regulären Wanderungen. Selbst wenn sie noch so sehr an den Ort gebunden sind, sehen wir sie kleinere Exkursionen regelmäßig unternehmen, und selbst die sessilen Tiere führen vielfach regelmäßige tastende Bewegungen aus, welche es ihnen ermöglichen, einen gewissen Umkreis ihres Standortes zu beherrschen. Bei einer ganzen Reihe von Tieren sind diese sogenannten Suchbewegungen etwas genauer studiert worden. Es sind instinktive Bewegungen; die Fähigkeit und der Trieb, sie auszuführen, ist den Tieren angeboren und ist aufs engste mit ihrer Gesamtorganisation verknüpft. Sie sind schon bei den Protozoen in dem scheinbar planlosen Umherkriechen einer Amöbe, in dem rastlosen Hin- und Herschwimmen eines Infusors zu erkennen. Die Schnecken, selbst solche Formen, welche wie die Käfer- und Nacktschnecken der Brandungszone dauernd an bestimmten Stellen, oft sogar in Vertiefungen der Gesteine festhaften, führen in der Umgebung ihres normalen Standortes kleine Spaziergänge aus. Ganz besonders charakteristisch sind die Suchbewegungen vieler höherer Crustaceen, die oft ganz plötzlich beginnen und ebenso plötzlich wieder zur Ruhe kommen können. Bei den Insekten, besonders bei den höheren Formen, hat sie wohl jeder von uns schon beobachtet, und bei einer Biene, die vom Stock ausfliegt, oder bei einem Schmetterling, der am Morgen aufbricht, um von Blume zu Blume zu flattern, hat wohl jeder von selbst den Begriff des Suchens mit diesen Bewegungen in Verbindung gebracht. Ganz das gleiche gilt für die höheren Tiere: den Fisch, der den Schlamm durchstöbert, um Würmer zu fangen; die Schwalbe, welche in höhere Luftschichten oder an den Strand des Wassers fliegt, um nach den Sammelpunkten der Insekten zu suchen; den Maulwurf, der die Erde nach allen Richtungen durchwühlt; den Raubvogel oder das Raubtier, die ihr Jagdgebiet nach Beute abstreifen. Diese Suchbewegungen werden ausgelöst dadurch, daß in dem Tier selbst oder in dessen Umgebung eine Zustandsänderung erfolgte. Alle möglichen Veränderungen können sie veranlassen. Die gleichen Reize, welche sonst eine Fluchtbewegung auslösen, können, wenn sie ganz schwach sind, eine Suchbewegung zur Folge haben, die so lange andauert, bis das Tier wieder in solche Beziehungen zu seiner Umgebung gelangt ist, daß es durch dieselbe nicht mehr erregt wird. Der wichtigste Reiz zu den Suchbewegungen geht aber von inneren Zuständen des Tieres aus, von der relativen Leere des Magens und Darms. Wenn wir also von den Verhältnissen beim Menschen schließen, so müssen wir sagen, diese Suchbewegungen hängen meist mit dem Hunger zusammen. Sie erfolgen mit einer ganz regelmäßigen Aufeinanderfolge bestimmt geordneter Teilbewegungen und sind meistens geeignet, das Tier an einen Ort zu bringen, an dem es eine zweckmäßige Veränderung seiner bis-

herigen Umgebungsverhältnisse ermöglicht findet. So können wir wohl annehmen, daß in manchen der vorher angeführten Beispiele das Tier zu einem Wandern den Anstoß erhielt, dadurch, daß sich z. B. die Gasmischung in der umgebenden Atmosphäre, die chemische Zusammensetzung des Wassers, die Temperatur, die Bewegung des umgebenden Mediums oder sonst etwas in einer für das Leben des Tieres ungeeigneten Weise verändert hatte. Soweit die Veränderung nicht so erheblich war, daß sie zu einer plötzlichen Fluchtbewegung des Tieres führte, genügt die Suchbewegung, um zu erklären, daß das Tier sich in Bewegung setzte, bis es die Verhältnisse seiner Umgebung korrigiert fand, wenn es nicht vorher den ungünstigen Bedingungen unterlag oder durch Erschöpfung zugrunde ging.

Wo Tiere der gleichen Art in großer Zahl ein gewisses Areal bewohnen, können irgendwelche ungünstige Veränderungen im Lebensraum die Individuen gleichzeitig zu Suchbewegungen veranlassen, und wir können dann eventuell in kleinem Maßstab das Bild einer Tierwanderung vor uns haben. Das ist z. B. der Fall bei Überschwemmungen, bei Steppen- und Waldbränden, bei anhaltender Dürre in einem Gebiet oder auch bei einer erheblichen Störung der Biocönose.

Einige der oben angeführten Beispiele weisen uns schon darauf hin, daß Nahrungsmangel ein ganz besonders wichtiger Faktor sein muß, der die Suchbewegungen bei vielen Individuen der gleichen Art gleichzeitig auslösen muß. Hunger wird wohl die Hauptursache sein, welche die gelegentlichen Wanderungen vieler Insektenarten bewirkt. Speziell die aus Millionen von Individuen bestehenden Züge von Schmetterlingsraupen, welche von Zeit zu Zeit beobachtet werden, mögen wohl in diese Kategorie einzureihen sein. Es ist ja bekannt, daß durch Wanderungen von Kohlweißling- oder Nonnenraupen schon wiederholt Eisenbahnzüge aufgehalten worden sind. Die in großen Scharen über die Schienen wandernden Raupen fetteten, wenn sie durch Überfahren zerquetscht wurden, Räder und Schienen so gut ein, daß die Räder sich drehten, ohne daß der Zug von der Stelle kam. Bekannt sind auch die Wanderungen des sogenannten Heerwurmes. Es sind das Züge von Maden der Trauermücke (Sciara militaris), welche in den modrigen Massen des Waldbodens leben und da ihre Ernährung finden. Wird diese aber knapp, so begeben sich die Larven auf die Wanderung und ziehen in mächtigem Zuge zu einem neuen geeigneten Futterplatz. Es kommt vor, daß sich Züge aus verschiedenen Stellen des Waldes miteinander vereinigen, und es entstehen dann „Heerwürmer", die mehrere Meter (1/2—4 m) lang und 10—15 cm breit sind. Ersichtlich durch Ernährungsverhältnisse veranlaßt sind auch die Wanderungen der Wanderheuschrecken, welche vor allem im Orient, in Afrika und in Mittelmeerländern berüchtigt sind; welchen Eindruck sie seit jeher auf die Phantasie der Völker gemacht haben, das beweisen die vielen Berichte in Sage und Geschichte seit grauer Vorzeit. In den verschiedenen Gegenden der Erde sind es ganz verschiedene Heuschreckenarten, welche als Wanderheuschrecken bezeichnet werden. Diejenige Art, welche im näheren Orient, in Ägypten, aber auch in Südrußland und Rumänien, der Balkanhalbinsel und Ungarn vorkommt, und in gewissen Zeiten auch bis nach Deutschland vorgedrungen ist, ist Pachytilus migratorius. Überall, wo die Züge dieser Heuschrecke auftraten, wurden sie der Schrecken der Bevölkerung; denn sie fressen alles weg, von den zarten Blättern bis zu den holzigen Stengeln von Büschen und Sträuchern; indem sie sich selbst, da, wo sie eingefallen sind, alle Nahrung wegfressen, zwingen sie sich zum Weiterwandern, und zwar wandern nicht nur die ausgewachsenen Individuen, die durch die Luft fliegen, sondern auch die Larven, am Boden kriechend und hüpfend. Die fliegenden Schwärme verdunkeln wie Wolken den Himmel, und für die Massen, in denen sie auftreten, ist ein Bericht aus dem Jahre 1844 charakteristisch, in welchem angegeben

wird, daß in der Mark Brandenburg auf 7702 preußischen Morgen 4425 Scheffel Eier der Wanderheuschrecke gesammelt worden sind. In Cypern wurden in einem Jahre um die Mitte des vorigen Jahrhunderts 1240 Zentner Eier von Wanderheuschrecken eingesammelt und vernichtet. Die großen Heuschreckenschwärme in Marokko und Algerien werden von Stauronotus maroccanus gebildet. Auch in unseren Kolonien, speziell Ostafrika, treten sie so verheerend auf, daß man sich genötigt gesehen hat, mit Gift gegen sie vorzugehen.

In Britisch-Ostindien ist es vorzüglich Acridium succinctum, in Deutsch-Ostafrika Schistocera peregrina Ol., die in großen Schwärmen beobachtet werden. Auch Amerika und Australien sind nicht frei von sehr schädlich wirkenden schwarmbildenden Wanderheuschrecken.

Bisher haben wir hauptsächlich von pflanzenfressenden Tieren gesprochen, welche in Massenansammlungen wandernd beobachtet wurden. Dies stimmt mit unseren früher gegebenen Darlegungen über das massenhafte Vorkommen speziell pflanzenfressender Tiere gut überein. Soweit wir bei diesen Wanderungen überhaupt von periodischer Wiederholung sprechen können, ist sie durch Periodizität in Futterreichtum und -mangel bedingt. So kann man bei den algerischen Heuschrecken feststellen, daß sie im Winter in die südliche Sahara ziehen, in den ersten Monaten des Jahres jedoch wieder nach Algerien zurückkehren. Ähnliche periodische Wanderungen sehen wir nun mit einer größeren oder geringeren Regelmäßigkeit auch bei pflanzenfressenden Säugetieren erfolgen. Es ist seit langem bekannt, daß Affen in relativ großen Scharen Wanderungen ausführen. So steigen gewisse Arten (Semnopithecus entellus und Inuus erythraeus) (Nomenklatur!) in Indien zur Sommerszeit an den Hängen des Himalaya in höhere Regionen (3000—3500 m hoch) empor, um mit dem Winter wieder in die Tiefebene zurückzukehren. Kleinere Wanderungen führen fast alle Affenarten entsprechend der Reifezeit der von ihnen bevorzugten Früchte aus. In Tenasserim in Indien wandern auch die Elefanten mit dem Monsun in die Ebene, bei der Hitze wieder in die Berge. Alle herdenbildenden Huftiere tun ähnliches je nach den klimatischen Verhältnissen ihrer Heimat. Das gilt ebenso für die Wildpferde und Rentiere, wie für Büffel, Moschusochsen und die vielen Antilopenarten. In den Steppengebieten Afrikas sieht man beständig Herden von Huftieren auf der Wanderung. Neuerdings haben die Ansiedler solche wandernden Herden ganz besonders fürchten gelernt, denn sie beherbergen in ihrem Blute Parasiten, welche durch blutsaugende Insekten auf Haustiere, und, wie die neuesten Erfahrungen an den Trypanosomen der Schlafkrankheit lehren, auch auf den Menschen übertragen werden können. Wenn wandernde Antilopenherden in eine etwas besiedeltere Gegend gelangen, so sind sie oft die Ursache einer ausbrechenden Seuche; sie machen sich dann ebenso unangenehm bemerkbar, wie das besonders in früherer Zeit die ungeheuren Scharen der Springböcke taten, die vor allen Dingen aus den Gebieten der Kalahari nach Südafrika wanderten. Sie konnte man wirklich mit den ungeheuren Heuschreckenschwärmen vergleichen, wenn sie vor Nahrungsmangel und Dürre aus dem Steppengebiet der Kalahari in bevorzugtere Gegenden einwanderten und dort alle Kräuter und Büsche und natürlich alle von dem Menschen angepflanzten Feldfrüchte vertilgten. Es stellte direkt eine schwere Gefahr dar, wenn ein Ansiedler in die aus vielen Tausenden von Individuen zusammengesetzten Wanderzüge hineingeriet. Wie jene Tiere der heißen Länder vor dem durch Dürre verursachten Nahrungsmangel oder oft wie die Springböcke der Kalahari direkt vor Wassermangel fliehen, so werden Tiere der arktischen Länder durch den Wechsel von Winter und Sommer zu regelmäßigen Wanderungen veranlaßt. Das gilt z. B. für die Rentiere des Nordens von Amerika, Europa und Asien, und gleiche Zusammenhänge be-

wirken die Berg- und Talwanderungen der Wildschafe, Steinböcke, Yaks usw. der Hochgebirge Zentralasiens.

Wenn äußere Ursachen und Nahrungsmangel die Hauptveranlassung zu den tierischen Wanderungen wären, so würden wir sie nicht in Zusammenhang mit dem in diesen Kapiteln behandelten Stoff gebracht haben. Es scheint mir aber doch unzweifelhaft, daß die Mehrzahl der Tierwanderungen, und zwar die wichtigsten unter ihnen, mit dem Geschlechtsleben und den Fortpflanzungserscheinungen in Beziehung stehen.

Schon bei den niederen Tieren sehen wir in den der Fortpflanzung vorausgehenden Perioden des Jahres der Tiere sich eine auffällige Unruhe bemächtigen, die sich vielfach in Zugbewegungen äußert. Bei vielen Tierformen sehen wir geregelte Wanderungen nach bestimmten Örtlichkeiten erfolgen, an denen die Männchen und Weibchen der gleichen Art sich in großen Massen versammeln, und wo die Befruchtung der Eier und die Reproduktion der Nachkommenschaft vor sich geht. Ich will nur einige Beispiele anführen:

Es ist beobachtet worden, daß in Helgoland z. B. der Seestern Asterias rubens von Mitte April ab in seichtere Zonen des Meeres wandert, um dort zu laichen. Semon hat im malayischen Archipel speziell bei der Insel Amboina festgestellt, daß der Seeigel Asthenosoma urens und der merkwürdige Kopffüßler Nautilus zur Südostpassatzeit, also von Mai bis September, aus größeren Tiefen zum Zwecke der Fortpflanzung an die Küste aufsteigen. Hier werden dann die Tiere in größeren Mengen angetroffen, und diese Zeit ist es, in der die Fischer sie finden. Bei Laysan trifft nach Schauinsland der Rochen Aëtobatis narinari Euph. im August ein, um da im seichten Wasser seine beiden Jungen abzusetzen. Entsprechendes berichtet Alcock von indischen Rochen, dagegen gehen manche Haie der Tropen im Winter in die Tiefe, um da ihre Eier zu legen.

Bei den Insekten kennen wir viele Beispiele von solchen Versammlungen vieler Individuen, welche aus der ganzen Umgebung zur Fortpflanzungszeit zusammenkommen. Ich erinnere nur an die Schwärme tanzender Mücken, Neuropteren, Eintagsfliegen, Perliden, welche an schattigen Stellen unter Bäumen, über Wasserflächen, an Waldrändern und an anderen für die Arten jeweils charakteristischen Örtlichkeiten sich zu versammeln pflegen. Die Tanzbewegungen sind eine Art von Suchbewegungen, bei denen die Tiere fliegend auf dem gleichen Areal gehalten werden und dabei die größten Chancen haben, mit dem anderen Geschlecht in Berührung zu kommen. Ferner sind diejenigen Arten hier anzuführen, bei denen ein Hochzeitsflug mit bestimmter Flugrichtung stattfindet. Die über ein weites Gebiet verstreuten Männchen und Weibchen vieler Insektenarten versammeln sich zur Paarungszeit an hochgelegenen, weithin sichtbaren Punkten. So findet man Massenversammlungen von Oestriden, z. B. Hirsch- und Rentierbremsen, die sonst als seltene Tiere betrachtet werden, auf hohen Berggipfeln, an Aussichts- und Kirchtürmen oder in weiter Ebene an einzelnen Bäumen. Ähnlich versammeln sich oft Hunderttausende von geflügelten Geschlechtstieren der Ameisen an Kreuzen auf Berggipfeln, und man kann leicht beobachten, daß sie tatsächlich zur Begattung da zusammenkamen. Ferner geben sich Männchen und Weibchen von Pyrameis- und Papilioarten auf Berggipfeln ein Rendezvous. Es ist klar, daß solche Massenversammlungen, die sich aus einem weiten Gebiet rekrutieren, sehr dazu beitragen, Inzucht zu verhüten, was vor allem für die staatenbildenden Formen, wie Ameisen, bedeutungsvoll sein muß.

Wanderungen zu Laichregionen und Laichplätzen führen Fische in allen Gegenden der Erde, vor allem aber in den gemäßigten und kalten Zonen aus. Über die Naturgeschichte solcher wandernden Fischformen sind eine Menge interessanter Tatsachen be-

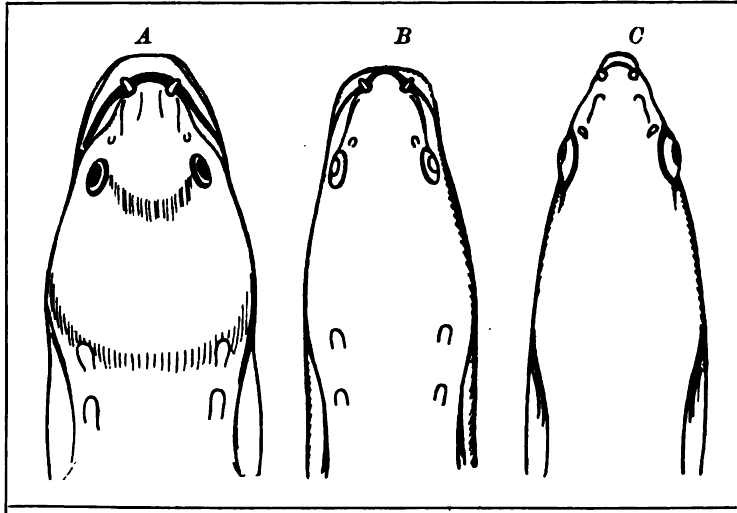


Abb. 411. Weibliche Aale, verschiedene Formen.
A Breitkopf i. Frühsommer (Gelbaal); *B* Breitkopf i. Spätjahr (Gelbaal); *C* Schmalkopf i. Spätjahr (Blankaal). Verkl. 1/2. Nach Petersen.

kannt geworden, von denen wir im nachfolgenden manches zu berichten haben werden. Wir wollen zuerst diejenigen Fische betrachten, welche im Meer selbst ihre Laichwanderungen ausführen.

Manche Fische, welche für sehr selten gelten und welche im Meer nur gelegentlich in einzelnen Exemplaren gefangen werden, hat man zuzeiten an einem Ort in größeren Scharen angetroffen. So hat z. B. der Fürst von Monako den seltenen Tiefseefisch Macropharynx, von dem früher nur 2—3 Stück auf Tiefseeexpeditionen erbeutet worden waren, im Jahre 1910 in größeren Mengen bei den Azoren gefangen. Sämtliche dort gefangene Individuen waren viel größer als die früher gekannten und zeigten strotzend gefüllte Geschlechtsdrüsen. Wir dürfen also annehmen, daß sie entweder an ihrem Laichplatz oder auf der Wanderung zu demselben überrascht wurden. Sie wurden allerdings im freien Wasser in größerer Tiefe gefangen, während wir sonst meistens die Laichplätze der Fische in geringeren Tiefen finden. Ähnliche Zusammenhänge ergeben sich aus den später erwähnten neuen Entdeckungen von Hjort über die Verbreitung gewisser pelagischer Fische und Crustaceen der Tiefsee. Allerdings müssen wir annehmen, daß die Meeraale und Muränen ebenfalls zum Laichen größere Tiefen aufsuchen. Ganz sicher nachgewiesen ist dies für den Flußaal (Anguilla anguilla L.). Es hat lang gedauert, bis man die Fortpflanzungsgewohnheiten dieses so häufigen Fisches kennen lernte. In früheren Zeiten war ein ganzes Gebäude von Sagen über seine Entwicklungsgeschichte entstanden, und auch die Untersuchungen, welche bis in das letzte Viertel des vorigen Jahrhunderts angestellt worden waren, brachten das Problem noch nicht auf seine richtige Basis. Alle die Aale, welche man in den Flüssen, Seen und

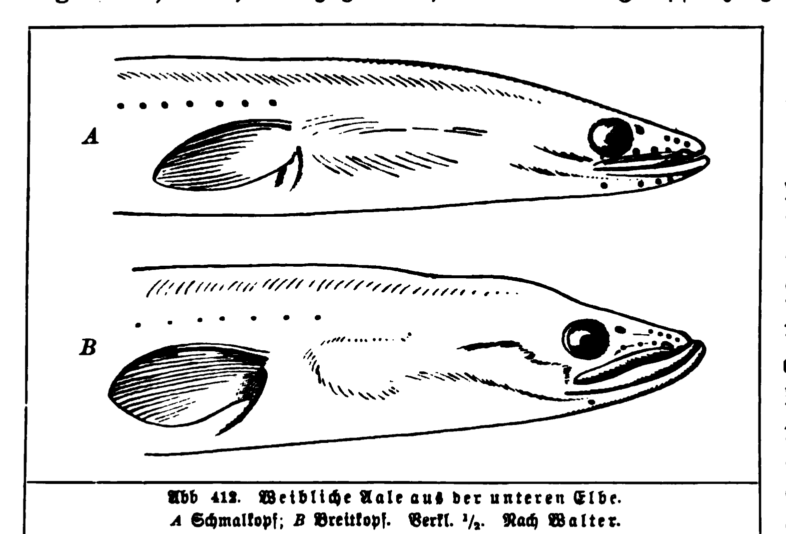


Abb 412. Weibliche Aale aus der unteren Elbe.
A Schmalkopf; *B* Breitkopf. Verkl. 1/2. Nach Walter.

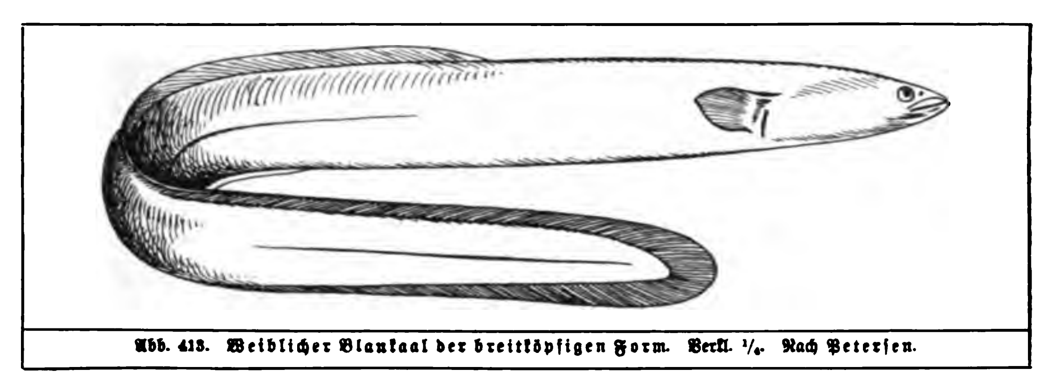


Abb. 413. Weiblicher Blankaal der breitköpfigen Form. Verkl. 1/4. Nach Petersen.

Teichen unseres Kontinentes findet, und welche da oft zu beträchtlicher Größe heranwachsen, sind unreife Tiere. Und zwar finden wir im Oberlauf der Flüsse meist Weibchen, während sich die Männchen dauernd mehr in der Nähe des Salzwassers, also im Mündungsgebiet der Flüsse, ja in Meeresteilen selbst aufhalten.

Sie machen ihre Wachstumszeit im Süßwasser durch, aus dem sie, wenn die Zeit der Geschlechtsreife herannaht, in das Meer hinabwandern. Vorher legen sie ihr Hochzeitskleid an, sie verwandeln sich aus den „Gelbaalen" in die silbern schimmernden „Blankaale." Auch im Körperbau erfahren sie Veränderungen, die z. B. die Form des Kopfes betreffen. Derselbe wird viel schlanker. In unsern Gewässern gibt es zwei Formen des Flußaals, den sog. Spitzkopf und den Breitkopf. Sie unterscheiden sich dadurch, daß der letztere größer und später geschlechtsreif wird, dazu einen erheblich breiteren Kopf besitzt. Auf der Talwanderung im Kleide des Blankaales sind sie aber kaum zu unterscheiden, so sehr hat sich die Kopfform auch des Breitkopfes verschmälert (Abb. 411, 412 u. 413).

Aber erst im Meer selbst entwickeln sich die Geschlechtsorgane zur vollen Reife, erst dort enthalten sie reife Eier und Spermatozoen. Es ist höchst merkwürdig, daß die Laichplätze der Aale sich in großen Meerestiefen befinden. Die geschlechtsreifen Aale werden zu Tiefseetieren; während sie durch lebhaftere Färbung, besonders der Männchen, die übliche Umwandlung der Fortpflanzungszeit erfahren, vergrößern sich bei ihnen auch die Augen, die schon im Süßwasser um 1 mm im Durchmesser gewachsen waren, sehr beträchtlich, wodurch sie sich offenbar der tiefen Dämmerung anpassen, welche auf ihren Laichgründen herrscht (Abb. 414 A). Eine ähnliche Umänderung erfahren Aale, wenn sie von Jugend auf in Dunkelheit leben müssen, wie z. B. die in den Kloaken unter Rom ihr Leben fristenden Chiavicarolen (Abb. 414 B).

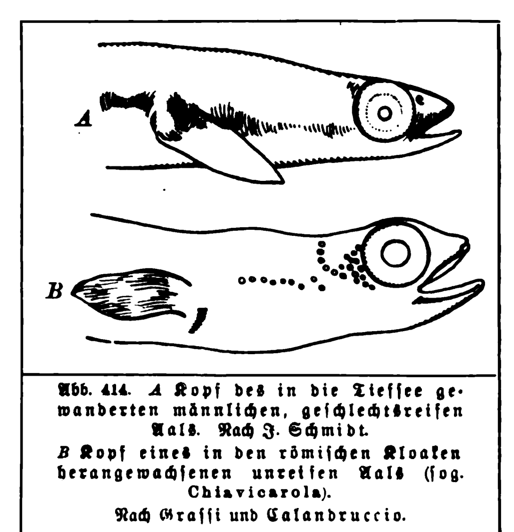


Abb. 414. *A* Kopf des in die Tiefsee gewanderten männlichen, geschlechtsreifen Aals. Nach J. Schmidt.
B Kopf eines in den römischen Kloaken herangewachsenen unreifen Aals (sog. Chiavicarola).
Nach Grassi und Calandruccio.

Nach den Untersuchungen, welche von dem berühmten italienischen Zoologen B. Grassi begonnen, dann von E. W. L. Holt und vor allem von den dänischen Biologen Petersen und Johannes Schmidt fortgesetzt worden sind, haben wir ein ziemlich übersichtliches Bild von den Laichwanderungen unserer europäischen Aale erhalten.

Im Mittelmeer wandern sie in dessen größere Tiefen, wo sie z. B. in der Straße von

Messina und deren Umgebung, besonders da, wo Strömungen das Tiefenwasser an die Oberfläche bringen, oft in Menge gefunden worden sind (vielleicht aber auch von dort weiter zum Ozean?). Die nordeuropäischen Aale bleiben nicht in der Nord- und Ostsee, sondern wandern so weit nach Westen, bis sie Meerestiefen über 1000 m erreichen und eine Temperatur von etwa 7° Celsius antreffen. Es ist das am Abhang des großen atlantischen Beckens, westlich von Irland, und nach neueren Untersuchungen scheinen die eigentlichen Laichgründe sogar noch weiter südwestlich in der Gegend der Azoren zu liegen. Dort werden die Eier wohl am schlammigen Meeresboden abgelegt, und dort gehen aus ihnen jene eigentümlichen pelagischen Larven hervor, welche man schon lange kennt, und die man unter dem Namen Leptocephalus als eine besondere Tierart beschrieben hatte, da sie so ganz anders aussehen als die erwachsenen Aale.

Im ersten Band, Seite 586, wurden diese merkwürdigen Geschöpfe bereits abgebildet und einiges über ihre Entwicklung mitgeteilt (vgl. Abb. 415) Sie sind blattförmig gestaltet, vollkommen durchsichtig, selbst ihr Blut, ihre Galle, ihre inneren Organe sind farblos, so daß sie wunderbare Repräsentanten der durchsichtigen Kristalltiere des Planktons darstellen. Diese zarten Tierchen führen nun Wanderungen aus, welche sie ganz allmählich dem Festlande näher führen, und während deren sie Umwandlungen erfahren, die sie unter Durchmachung von sechs verschiedenen Stadien dem erwachsenen Aal immer ähnlicher machen. Während der Umwandlung wird allmählich die Höhe des Körpers geringer. Dafür vergrößert sich sein Querdurchmesser; die zarten Larvenzähne verschwinden; die Augen werden kleiner, der Darm wird kürzer, der After rückt weiter nach vorn; die After- und Rückenflossen werden kürzer und schmäler, und so wird schließlich das fünfte Stadium erreicht, welches bis auf die Pigmentierung schon ganz an die jungen Aale erinnert. Man bezeichnet sie als Glasaale; diese werden an den Küsten Frankreichs, Englands und Spaniens oft in großen Mengen an den Flußmündungen angetroffen. Dort fängt man sie z. B. an der nordspanischen Küste im Oktober bis Dezember, im Golf von Biscaya und an der Westküste Irlands im Januar, in der Bretagne, Normandie und im Bristolkanal erst im Februar und März. In der Ostsee kommen sie erst im Sommer an und sind dann nicht mehr Glasaale, sondern in fortgeschritteneren Entwicklungsstadien. Auch für die übrigen Stadien haben speziell die genannten dänischen Forscher nachweisen können, daß man sie zu bestimmten Zeiten des Jahres in ganz bestimmten Regionen und in ganz bestimmten Horizonten des Meeres mit Sicherheit antrifft. Je früher in der Entwicklungsperiode man nach ihnen sucht, um so weiter westlich und in um so größere Tiefen muß man gehen, um sie zu finden. Als Glasaale wandern sie auch noch in die Nordsee ein, um dann, nachdem sie durch dunkle Pigmentierung, rotes Blut, gelbe Galle, dunkle Färbung der inneren Organe, Verknöcherung des Skelettes dem erwachsenen Tier immer ähnlicher geworden sind, als sogenannte Montée in unsere Flüsse einzutreten. In denselben werden sie in Wanderzügen beobachtet, welche oft aus vielen Millionen von Exemplaren bestehen. Von den großen Flüssen bringen sie in deren Nebenflüsse bis in die kleinsten Bäche, von da in die Seen, Teiche und Weiher. Sie vermögen dabei nicht nur die stärkste Strömung zu überwinden, sondern auch an den Wänden von Schleusen und Wehren emporzuklettern, durch Wasserleitungs- und Drainageröhren sich hindurchzuzwängen, ja auf sumpfigem Boden hat man sie sogar kürzere Strecken über Land wandern sehen. Im Verlauf der weiteren Entwicklung verlieren sie die Tendenz in großen Scharen zu ziehen, sie vereinzeln sich und leben mehr und mehr verborgen. In ungeheuren Massen werden sie z. B. bei dieser Wanderung noch im Deltagebiet des Po, in den Lagunen von Comacchio gefangen. An unsern regulierten, vielfach gesperrten Flüssen

sieht man sie oft das Wasser auf Hunderte von Metern hin wie ein dicker Brei erfüllen, besonders, wenn sie die sogenannten Fischpässe der Flußsperren durchwandern. Alle diese kleinen Tiere müssen nun ihre Wachstumszeit in den Gewässern des Binnenlandes durchmachen, was bei den Männchen $4^1/_2$ bis $8^1/_2$, bei den Weibchen $6^1/_2$ bis $8^1/_2$ Jahre erfordert. Wenn sie dann in dikkem, wohlgenährtem Zustand dem Meere zuschwimmen, bilden sie wiederum oft große Wanderzüge. Die beginnende Hochzeitsfärbung hat ihnen bei den Fischern die Bezeichnung als „Silberaale" eingetragen. Sie sind dann auf dem Wege zu den Laichplätzen in der Tiefe des Meeres. Je weiter sie im Binnenland, also in Europa je weiter sie im Osten wohnen, um so früher beginnt ihre Talwanderung. Ganz im Osten beginnt sie schon im April und geht in Europa während des ganzen Sommers vor sich, um im November zu enden. Am Laichplatz angelangt, braucht der Aal wohl noch ein ganzes Jahr bis zur Eiablage. Die Entwicklung der Larve dauert etwa $1^1/_2$ Jahr. Sie hält sich im fertigen Larvenzustand etwa $^1/_2$ Jahr über den Laichplätzen auf und braucht zu ihrer Wanderung bis an die Küsten von Deutschland ein weiteres halbes Jahr. Mindestens $2^1/_2$ Jahre nach der Talwanderung der Eltern sind vergangen, ehe ihre Nachkommen wieder flußaufwärts wandern. Die Eltern aber kehren niemals wieder, sie sind alle nach dem Laichgeschäft in den Tiefen des Meeres gestorben.

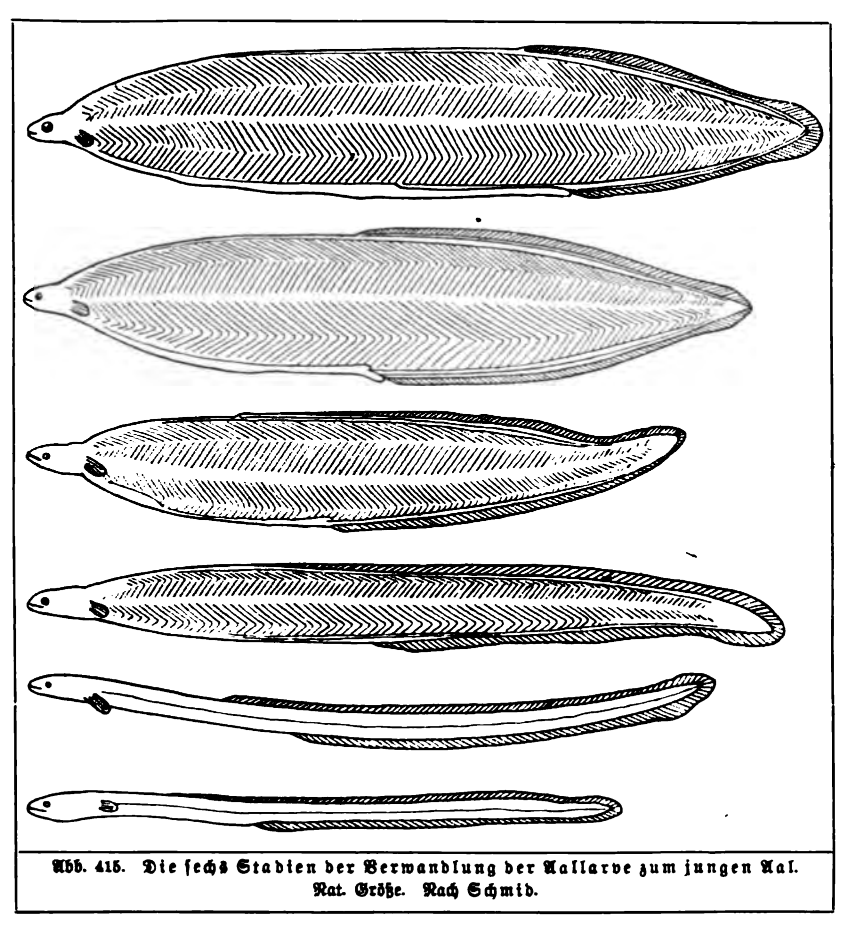


Abb. 415. Die sechs Stadien der Verwandlung der Aallarve zum jungen Aal. Nat. Größe. Nach Schmid.

Die meisten genauer in ihren Laichgewohnheiten studierten Fischformen wandern aber nicht in die Tiefe des Meeres, sondern in dessen seichtere Regionen; also entweder an die Küsten oder zu den Bänken, welche sich als unterseeische Erhebungen in der Mitte des Meeres erheben. So sind die Doggerbank in der Nordsee, die isländischen Bänke, die Neufundlandbank, die Bänke zwischen den Azoren und Marokko berühmte Laichplätze der Meeresfische. Ähnliches gilt nach neueren Erfahrungen offenbar für gewisse Bänke an der Küste von

Südwestafrika, für das Küstengebiet von Chile, die Küste von Kalifornien und Alaska. Unendlich ist die Menge der Fischarten, welche in großen Zügen ihre Laichplätze aufsuchen. Ich erinnere nur an die Gadiden (Dorsch, Kabliau, Schellfisch usw.), an die Makrelen, Thunfische, die Sebastes-Arten der japanischen und kalifornischen Küste, die Lodde (Mallotus) in Norwegen und Grönland usw. usw.

Seit jeher haben die ungeheuren Wanderzüge der Heringe (Clupea harengus) und der übrigen Klupeiden die Aufmerksamkeit der Seevölker erregt. Es sind ja diese ungeheuren Fischmassen immer die Nahrung für Millionen von Menschen gewesen, und man weiß, daß ein großer Teil des Reichtums von Holland, speziell von Amsterdam, auf dem Heringsfang beruht. In manchen Jahren werden noch gegenwärtig in den Nordseestaaten 3—4 Millionen Fässer Heringe eingesalzen. Dieselben werden gefangen, während die Tiere sich auf ihren Wanderungen befinden. Sie wandern in dichten Scharen, welche man auch als Bänke bezeichnet.



Abb. 416. Laichreifer Frühjahrshering der Schley. Verkl. 1/2. Nach Heincke.

Der Hering hat ein weites Verbreitungsgebiet. Man findet ihn im nordatlantischen Ozean, vom Kanal durch die Nord- und Ostsee, an den Küsten von Norwegen, im Weißen Meer und im Eismeer längs Sibirien bis zum Nordpazifischen Ozean und den Küsten Japans. Er lebt da unter den allerverschiedensten Existenzbedingungen, in warmem und in kälterem Wasser, und nimmt auch ganz verschiedene Nahrung zu sich. Die Fischer haben seit jeher eine ganze Menge von Formen des Herings unterschieden, und die Unterscheidungen sind neuerdings durch die wissenschaftliche Forschung bestätigt worden.

Früher glaubte man, die Heringe kämen in einem ungeheuren Zuge aus dem nördlichen Polarmeer, zuerst zur Nordküste Schottlands, um sich von dort aus auf ihre verschiedenen Laichgebiete zu verteilen. Die wissenschaftliche Meeresforschung hat nun nachweisen können, daß es sich nicht um einen einzigen großen Heringsschwarm handelt, sondern um eine große Anzahl von Einzelschwärmen, die jeweils von den Angehörigen einer Lokalform oder Rasse gebildet sind, welche jedes Jahr um die bestimmte Jahreszeit ihren bestimmten Laichplatz aufsucht. Der Hering laicht im Jahr nur einmal, und auf jedem Laichplatz findet sich nur einmal im Jahr abgelegter Laich. Jede Rasse hat also ihren Laichplatz für sich allein. Der Laich wird von dem Hering auf steinigen Bänken in mäßiger Tiefe abgelegt, wo er anklebt und untergetaucht bleibt. Die Tiefe schwankt zwischen 1 und 100 m. Im Gebiet der Nordsee gibt es kaum einen Monat im Jahr, in dem nicht irgendwo eine Heringsrasse im Laichgeschäft begriffen wäre. Denn der Hering als ganze Art betrachtet ist beim Laichgeschäft wenig von der Temperatur abhängig; sie kann von 3° bis 20° C und mehr betragen. Die Laichzeit einer Rasse dauert etwa 2 Monate. Die im Winter laichenden Heringe laichen in der Regel in größerer Küstennähe als die Sommerlaicher, welche

tieferes Wasser aufsuchen. Diejenigen Rassen, deren Laichgründe in wärmerem Wasser liegen, haben eine kürzere Entwicklungszeit. Der sogenannte Frühjahrshering, der im Gebiet der Schlei seine Eier ablegt, erreicht im Juli, das ist nach 3 bis 4 Monaten, dieselbe Größe wie der Herbsthering der westlichen Ostsee erst im Juni des nächsten Jahres, also nach 7 bis 8 Monaten. Heincke, dem wir außerordentlich gründliche und wichtige Studien über die Naturgeschichte und die Rassen des Herings verdanken, hat festgestellt, daß es eine große Anzahl von solchen Rassen gibt. Der Hering ist ein geselliges Herdentier, der von Jugend auf in Schwärmen lebt, welche umherwandern, um die Planktontiere aufzusuchen, von denen sie leben. Zur Laichzeit bilden sie größere und dichtere Schwärme, und alle Schwärme, welche in einem bestimmten Gebiet in den gleichen Monaten auftauchen, suchen dann ihre Laichplätze in der gleichen Lage, unter den gleichen Verhältnissen alljährlich auf. Jede Rasse erweist sich als von besonderen Lokalverhältnissen abhängig, also von Temperatur, Salzgehalt des Wassers und von bestimmten Nährtieren. Alle Mitglieder eines Schwarmes gehören zu einer Rasse, was nach den Untersuchungen von Heincke sich durch variationsstatistische Untersuchung der Einzelmerkmale auf das exakteste ergeben hat. Auch konnte Heincke feststellen, daß der in einem bestimmten Laichrevier zu bestimmter Zeit laichende Schwarm Jahr für Jahr aus Individuen von derselben Beschaffenheit, also derselben Rasse zusammengesetzt ist. Um einen Begriff von den Verschiedenheiten der einzelnen Rassen, ihrer großen Zahl und der Bedeutung der Heinckeschen Untersuchungen zu geben, drucken wir eine der Tabellen hier ab, durch welche die Eigenschaften einiger Rassen festgelegt werden (S. 526).

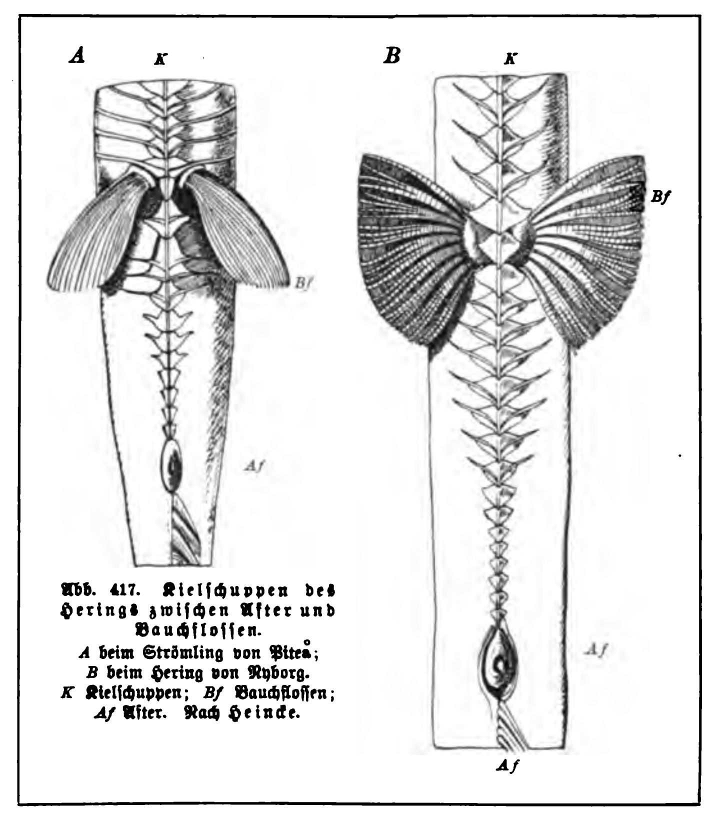


Abb. 417. Kielschuppen des Herings zwischen After und Bauchflossen. *A* beim Strömling von Piteå; *B* beim Hering von Nyborg. *K* Kielschuppen; *Bf* Bauchflossen; *Af* After. Nach Heincke.

Die Zahlen der Tabelle sind Mittelwerte, gewonnen durch Zählung bestimmter Organe oder durch Messung bestimmter Dimensionen an zahlreichen Individuen des gleichen Schwarms. Die erste Rubrik enthält die Gesamtzahl der Wirbel, die zweite bezeichnet die Nummer desjenigen Wirbels (von vorn gezählt), bei welchem zuerst sich die unteren Bögen (Hämalbögen) schließen, die dritte Spalte gibt die Zahl der Kielschuppen zwischen dem After und den Bauchflossen an (vgl. Abb. 417). Schließlich die vierte Spalte gibt die Breite des Schädels in Prozenten der Schädellänge an. Es sind das alles Merkmale, die bei geschlechtsreifen Heringen keine Änderung mehr erfahren. Sie sind bei den einzelnen Individuen

etwas abweichend, nimmt man aber zur Zählung und Messung zahlreiche Individuen des gleichen Schwarms, so erhält man einen Mittelwert, der für jede Rasse sich als konstant erweist, von dem anderer Rassen aber bald mehr, bald weniger abweicht.

Rasse	Mittelwerte der Eigenschaften			
	Gesamt-Wirbelzahl	Nr. des ersten Wirbels mit Hämalbogen	Zahl der Kielschuppen zwischen After- u. Bauchflossen	Kopfbreite in Prozenten der Schädellänge
Norwegischer Frühjahrshering	57,6	27,0	14,0	30,1
Frühjahrshering des Großen Belt	55,8	24,0	14,4	30,8
Frühjahrshering der Schley	55,5	24,3	13,7	30,8
Frühjahrshering von Rügen	56,0	25	13,9	30,4
Frühjahrsströmling von Stockholm	55,2	24,8	13,4	29,2
Hering des Weißen Meers	53,6	25,3	12,4	30,6
Frühjahrshering der Zuidersee	55,3	24,1	14,3	31,1
Herbsthering der Ostküste von Schottland	56,5	24,6	14,8	
Herbsthering der südöstlichen Nordsee	56,4	24,9	15,0	
Herbsthering der Jütlandbank	56,6		14,5	31,0
Herbsthering der westlichen Ostsee (Fehmarn)	55,7	25,5	14,5	31,0

In dem großen Verbreitungsgebiet des Herings kann man die verschiedensten Rassen während des Jahres oft gleichzeitig fangen. Zur Laichzeit und im Laichgebiet findet man aber stets nur ein und dieselbe Rasse versammelt. Stichproben, welche zu den verschiedensten Zeiten im Jahr und in den verschiedensten Gegenden gefangen wurden, dienten dazu, den Wanderweg der einzelnen Rassen zu bestimmen. Auf welche Ursachen die Verschiedenheiten der einzelnen Rassen zurückzuführen sind, ist schwer zu entscheiden. Wir können aber wohl annehmen, daß die verschiedenen Bedingungen, welche sie in ihrem typischen Aufenthaltsgebiet während des Jahres antreffen, einen gewissen Einfluß auf manche Merkmale haben. Die verschiedene Nahrung, Temperatur, Salzgehalt des Wassers, mögen dabei eine Wirkung ausüben. In der Hauptsache sind aber die Charaktere der Rassen als durchaus erblich zu betrachten. Es hat sich nun herausgestellt, daß der Hering bei weitem nicht jene weiten Wanderungen ausführt, sondern meist nur in die Gewässer zieht, welche seinem Laichplatz benachbart sind. Immerhin handelt es sich um einigermaßen beträchtliche Wohngebiete, so daß Heincke z. B. von den Heringen von Jütland, von den Heringen des Weißen Meeres, denjenigen des Skagerraks, den Frühjahrsheringen des Zuidersees, dem Herbsthering der Jütlandbank sprechen kann. Die Küstenheringe wandern nie sehr weit ins Meer hinaus und laichen stets in der Nähe der Küste, oft in Brackwasser, und zwar im Frühjahr. Hierher gehören die Frühjahrsheringe der Schley, des Ljmfjords, des Dollarts, der Zuidersee. Die Hochseeheringe, welche auch viel größere Schwärme bilden, wandern nie in die Nähe der Küste, nie ins Brackwasser; sie verbreiten sich über ein relativ großes Gebiet des freien Meeres und laichen auf Bänken, d. h. Untiefen der Hochsee, und zwar im Herbst. Die charakteristischste derartige Rasse ist der in gewaltigen Zügen auftretende schottische Sommer- und Herbsthering. Eine Ausnahme machen von dieser Regel nur die hochnordischen Heringe, der norwegische „Vaarsild" und der isländische Hering, die weit auf die See hinauswandern und doch an der Küste im Frühjahr laichen.

Ganz ähnliche Wanderungen wie die Heringe unserer nordeuropäischen Meere führen diejenigen der Gebiete des Behringsmeers aus, und ganz analoge Phänomene bieten uns

die Sprotten (Clupea sprattus) und die Sardinen (Clupea alosa pilchardus), welche letztere im Mittelmeer und an den Küsten von Südwesteuropa in großen Massen wandern und gefangen werden. An der Küste von Portugal, Spanien und Westfrankreich werden sie bekanntlich in Mengen konserviert. Es sind hauptsächlich die jungen Tiere, welche also noch keine stark entwickelten Geschlechtsorgane haben, die für den Handel gefangen werden. Diejenigen Exemplare, welche die nördlichste Grenze des Verbreitungsgebietes der Sardinen, die Küste von Cornwall, im Juli—Dezember aufsuchen, gehen dort nur wegen der Nahrung hin. In den späteren Wintermonaten wandern sie wieder nach dem Süden. Die Sardinen laichen 30—80 km von der Küste entfernt, und die in Küstennähe gefangenen Stücke haben unentwickelte Geschlechtsorgane.

In den letzten Jahren hat man viel davon gehört, daß die Sardinen an der französischen Küste ausgeblieben sind, wodurch eine große Kalamität unter den Sardinenfischern hervorgerufen wurde. Es sind offenbar bestimmte Laichschwärme, wohl auch Rassen der Sardinen, welche entweder so sehr dezimiert sind oder durch Störungen in ihrem Laichgebiet vertrieben wurden und infolgedessen oft jahrelang ausbleiben. Schon einmal, vor nicht allzu langer Zeit, vom Jahre 1880—1895, blieben die Sardinen auf den Fanggründen der Bretagnefischer aus. Berühmt ist die Tatsache, daß der Seehering an der Westküste von Schweden in Bohuslän, der in früherer Zeit direkt eine Quelle des Reichtums für diese Provinz war, im Jahre 1808 vollkommen ausblieb, bis er im Spätherbst des Jahres 1877 wieder auftauchte und seitdem regelmäßig alljährlich wieder erscheint. Nordische Forscher nehmen an, daß Veränderungen in der Beschaffenheit des Küstenwassers ihn vertrieben hatten. Heincke konnte nachweisen, daß dieser Seehering von einer Rasse herrührt, welche im September auf der Jütlandbank ablaicht und dann in ausgelaichtem Zustand nach Bohuslän kommt.

In all diesen Fällen können wir also annehmen, daß es sich bei den Wanderungen der jungen und der ausgelaichten Tiere um die Ausbreitung über das Lebensgebiet der betreffenden Rasse handelt. Sie gehen bei diesen Wanderungen ihrer Nahrung und dem Aufsuchen günstiger Lebensbedingungen nach. Die laichreifen Tiere selbst wandern aber zurück in jenes Gebiet, welches durch erbliche Faktoren als ihr Laichgebiet festgelegt ist.

Sehr deutlich zeigt sich der Nahrungseinfluß auch bei der Wanderung derjenigen Fische, welche den Heringszügen folgen, wie Dorsche, Makrelen, Thunfische, da die Heringe ihnen selbst als Nahrung dienen. Aber vielfach ist diese Wanderung gleichzeitig von Fortpflanzungsbedingungen beeinflußt. Die Dorsche, die an den Küsten Norwegens in ungeheuren Mengen gefangen und getötet werden, so daß die Strandregionen zum Teil geradezu in Blut gebadet sind, wenn die Beute verarbeitet wird, haben reife Eier und reifen Samen. Während die Fischer sie ausnehmen, sind sie die ungewollte Ursache, daß zwischen ihren Füßen überall künstliche Befruchtung stattfindet. Die Schellfische und Dorsche sind selbst gesellige Raubfische. Durch Markierung hat man zum Teil die Wege ihrer Wanderungen nachgewiesen. Ihre Eier treiben frei im Meer, und die Larven wandern in die Tiefe des Meeres. Wenn sie heranwachsen, suchen sie die Küste wieder auf; die Laichwanderungen erfolgen aber seewärts, denn die Laichplätze des Kabliaus liegen in der ganzen Nordsee, mit Ausnahme der Küstenzone und ihres nördlichen Teils. In dem letzteren sind die Laichplätze des Schellfisches, und zwar in größerer Wassertiefe. Die Schollen der Nordsee jedoch wandern zum Laichen an eine Stelle am Übergang des Kanals in die Nordsee, wo das salzreiche und warme Wasser des Golfstroms in die letztere sich ergießt. Sie suchen also Salzreichtum des Wassers, während die Heringe unserer Küsten das salzarme Wasser



Abb. 418. Laichgrube des Lachses im Kiesbett des Flusses Tay in Schottland. Nach Malloch.

in deren Nähe aufsuchen. Der Stint (Osmerus eperlanus), ein Salmonide, kommt in ungeheuren Scharen zur Laichzeit sogar in den Unterlauf der Flüsse. Unter den heringsähnlichen Fischen laichen der Shad (Clupea praestabilis) der atlantischen Küsten Nordamerikas und der Maifisch (Alosa vulgaris) in unseren Flüssen direkt ins Süßwasser, wobei sie nicht im Mündungsgebiet bleiben. Es ist bekannt, daß der letztere die ganze Elbe hinaufwandert bis nach Böhmen, im Rhein die Schweizer Grenze überschreitet, in Italien im Po weit aufwärts zieht und den Gardasee besucht. Diese Fische werden aber an Wanderleistungen noch bei weitem von den Salmoniden übertroffen, also von unserm Rheinlachs (Salmo salar), dem Huchen (Salmo hucho), dem Lachs der amerikanischen Ostküste (Salmo sebago) und ganz besonders den westamerikanischen und ostasiatischen Oncorhynchus-Arten. Der Lachs ist im ganzen nördlichen Atlantischen Ozean vom 41. Breitegrad im Süden bis zum 70. Breitegrad im Norden nachgewiesen worden. Im Mittelmeer, wo er durch den Huchen vertreten wird, fehlt er und wandert infolgedessen auch in dessen Flüsse nicht ein, während er regelmäßig die Zuflüsse der Nord- und Ostsee, der Küsten Norwegens und des Weißen Meeres aufsucht. Im Frühling wandern die geschlechtsreifen Tiere zu den Flußmündungen, an denen sie eine Zeitlang verweilen, um den Übergang in das Süßwasser allmählich zu gewinnen. Manche Vorläufer kommen schon im Winter in die Flüsse, andere machen sich im Frühling auf; im Mai werden es ihrer immer mehr, und im Juli pflegen die Hauptscharen am Oberrhein einzutreffen. Die Lachse wandern oft Tausende von Kilometern in die Flüsse hinauf, um in die Nebenflüsse und von diesen in die Quellbäche zu gelangen, welche ihnen die seichten Laichplätze im lebhaft strömenden Wasser darbieten (Abb. 418). Der Rheinlachs z. B. schwimmt aufwärts bis in die Limmat, passiert den Züricher See, um schließlich in der Linth zu laichen. Auch in die Thur, in den Brienzer-, Neuenburger- und Bielersee gelangt er. Dabei vermag er starke Stromschnellen zu überwinden, während allerdings der Rheinfall bei Schaffhausen ein unüberwindliches Hindernis für ihn darstellt. Die Lachse wandern in Scharen von 30—40 Stück und brauchen für die Reise von der Rheinmündung bis Basel 45—60 Tage. Dabei springt der Lachs 3—4 m hoch über Wehre und Schleusen, von Felsen zu Felsen, durch Stromschnellen und Wasserfälle. Die Scharen bieten z. T. ein sehr reizvolles Bild dar, indem sich einzelne Exemplare immer wieder hoch über das Wasser in die Luft schnellen, wo sie silbern aufblitzen. Im Winter und ersten Frühjahr treffen schon einzelne Scharen am Oberrhein ein, doch das Gros kommt im Mai,

Juni bis Juli; es kommen sogar noch Nachzügler bis in den September und Oktober hinein und gar noch später. Die Wanderzeiten sind in allen Stromsystemen etwas verschieden; doch meist beginnt die Wanderung im Anschluß an den Eisbruch auf den Flüssen. An Lachsen, welche mit markierten Plomben versehen worden waren, hat man festgestellt, daß sie stromaufwärts nicht ganz 2 km in der Stunde zurücklegen. Doch mögen bisweilen die Wanderleistungen eine viel größere Schnelligkeit erreichen. Auf alle Fälle ist es eine enorme Kraftleistung, welche der Fisch bei den Wanderungen auf sich lädt. Und doch nimmt der Lachs während der ganzen großen Reise keinerlei Nahrung zu sich. Das gilt allerdings nur von den in unseren großen Festlandsströmen wandernden Lachsen. In Schottland und in Norwegen fressen sie zum Teil auch während der Laichwanderung, was schon daraus hervorgeht, daß sie auch dann leicht an der Angel anbeißen. Auch in Alaska ist bei den dort wandernden Arten bei relativ vielen Individuen Mageninhalt nachgewiesen worden, so Fische, Krebse, Krabben, Medusen usw., und zwar u. a. bei Oncorhynchus nerka (Walb.), während z. B. O. gorbuscha (Walb.), wenigstens im weiblichen Geschlecht, während der Laichwanderung nicht frißt. In den kleinen Flüssen des Alpengebiets laichen die Lachse von Mitte November bis Mitte Dezember. Unmittelbar nach der Erfüllung der Fortpflanzungspflichten treten sie in einem vollkommen abgemagerten und heruntergekommenen Zustand die Reise flußabwärts gegen das Meer zu wieder an. Miescher hat nachgewiesen, daß, abgesehen von den Wirkungen des Hungers, an den Tieren auch noch erkennbar ist, daß die Geschlechtsprodukte und die geschlechtlichen sekundären Merkmale der Männchen, z. B. die Haken der Hakenlachse (vgl. Bd. I S. 481), auf Kosten der Muskulatur des Rumpfes aufgebaut worden sind. Ist aber der Lachs wieder im Meer angelangt, was bei den Rheinlachsen Mitte Januar der Fall zu sein pflegt, während Elblachse die Rückkehr bis März, ja Mai hinziehen, so findet er als Raubfisch genügend Nahrung an Krebsen und Fischen (vor allem Heringe, junge Aale, Sandaale), so daß er bald wieder den alten Zustand erreicht. Aber noch während seines ganzen Lebens lassen sich an gewissen Strukturen seiner Knochen und Schuppen die Spuren einer entbehrungsreichen Laichperiode erkennen, wie wir das später in dem Kapitel über periodische Erscheinungen im Tierleben noch erörtern werden.

Die im Meer lebenden Lachse sind ziemlich einförmig gefärbt, im Süßwasser nehmen sie mit dem Herannahen der Laichperiode lebhafte Farben an, besonders das Männchen, bei dem purpurrote Flecken an den Kiemendeckeln und Rumpfseiten sich lebhaft von der bläulichen, perlmutterglänzenden Gesamtfärbung abheben. Während ein Teil der ins Meer gewanderten Lachse sich dauernd in der Nähe der Flußmündungen hält, unternehmen andere weite Wanderungen im Meer. Stets zeigen die Lachse die Tendenz, wieder zur Laichzeit in die Flüsse einzuwandern, in denen sie ihre Jugendzeit verbracht haben, wie durch markierte Exemplare nachgewiesen wurde.

Die jungen Lachse, welche aus dem abgelegten Laich nach etwa drei Monaten ausschlüpfen, bleiben in der Regel nur ein Jahr in den Gebirgsflüssen, spätestens nach zwei bis drei Jahren treten auch sie ihre Wanderung zum Meer an. Bei den Lachsen kommt stets nur ein Teil der Tiere, welche die Laichwanderung unternommen hatten, wieder gut im Meer an. In ihrem heruntergekommenen Zustand mit den verbrauchten Muskeln, mit ihrer zerschundenen Haut, sterben viele an Entkräftung oder durch Infektionskrankheiten, unter denen die durch Saprolegniapilze verursachten hauptsächlich hervorzuheben sind. Die ganze prachtvolle Laichfärbung ist natürlich abgeblaßt. Bei den westamerikanischen Lachsen des Stillen Ozeans, speziell bei dem Königslachs oder Quinnat (Oncorhynchus tschawytscha [Walb.]), unterliegen Männchen und Weibchen den enormen Anstrengungen der

Laichwanderungen. Auch dieser Fisch wandert in kolossalen Massen in die Flüsse der pazifischen Küste von Nordwestamerika ein, vor allem in den Columbiafluß und in den Yukon. Im Columbia habe ich selbst Gelegenheit gehabt, die Wanderzüge zu beobachten, mich von der enormen Menge großer, schöner Fische zu überzeugen, welche da alljährlich gefangen werden und einer großen Konserveninduſtrie den Ursprung gegeben haben. Auch hier beginnt die Wanderung im März und April. Aber erst im Herbst erreichen sie die Quellflüsse, die zum Teil in den Gebirgen des Staates Idaho gelegen sind, über 1700 km vom Meer entfernt, im Yukonflusse in Alaska sind es sogar über 3000 km. Auch die Königslachse fressen während ihrer ganzen Laichwanderung überhaupt nichts. Nach dem Laichgeschäft treiben die Männchen und Weibchen hilflos mit dem Schwanz voran den Fluß hinab, und soweit man bis jetzt unterrichtet ist, überlebt kein Individuum die Fortpflanzungsperiode. Dasselbe wird von einigen der übrigen Oncorhynchus-Arten von Westamerika und Ostsibirien angegeben. Die in die Flüsse einwandernden geschlechtsreifen Tiere wiegen oft im Anfang der Wanderung 35—55 Pfund. Man hat aber auch Exemplare von 75 und selbst über 150 Pfund Gewicht schon gefangen. Ebenso ist bekannt, daß von unseren Lachsen oft sehr große und schwere Exemplare gefangen wurden. Doch ist der Durchschnitt in der Gegenwart nicht sehr groß. Bei Basel z. B. messen die Lachse 60 cm bis 1,50 m und wiegen 6—12 kg. Exemplare von 25 kg werden aus vergangenen Jahrzehnten als besondere Fangergebnisse registriert. In den skandinavischen und russischen Flüssen werden aber immer noch gelegentlich Lachsriesen von 35—50 kg Gewicht gefangen. Es ist leicht einzusehen, daß das junge Tier, wenn es ins Meer gelangt ist, nicht in einem Jahr diese enorme Größe erreichen kann. Neuere Untersuchungen haben denn auch tatsächlich bewiesen, daß die jungen Lachse mehrere Wachstumsjahre im Meere verbringen.

Fische, welche Binnenseen bewohnen, wandern zum Laichen vielfach in die in jene einmündenden Flüsse und Bäche. So steigt der Gründling (Gobio fluviatilis Flem.), wenn er in Seen lebt, zum Laichen in Flüsse und Bäche. Auch von den Lachsen ist es bekannt, daß sie z. B. in großen Binnenseen, wie dem Onega-, Ladoga- und Saimasee in Rußland, oder im schwedischen Wettern-, Wenern- und Storsjönsee nicht mehr ins Meer zurückkehren, wohl aber zum Laichen die Zuströme jener Seen aufsuchen. Die Störe und ihre Verwandten sind ebenfalls Flußwanderer, die in den Flüssen Asiens, Europas und Nordamerikas eine wichtige Rolle spielen und ebenfalls im heranwachsenden Zustand ins Meer zurückkehren.

Auch unter den Reptilien sind Wanderungen bekannt. Es sind die großen Seeschildkröten, welche oft in Scharen an bestimmten sandigen Küsten ankommen, um dort ihre großen, hartschaligen Eier abzulegen. So hat Semon während seiner australischen Reise in Erfahrung gebracht, daß zwei große Schildkrötenarten in der Torresstraße, im Osten der Prince of Wales-Gruppe, auf einer Anzahl kleinerer Inseln mit Vorliebe ihre Eier ablegen. Chelone mydas, die Suppenschildkröte, kommt in den ersten Monaten des Jahres zu den Inseln, während die Karrettschildkröte, Chelone imbricata, Mitte März noch in der Fortpflanzungsperiode war. Die Tiere sollen nach den Angaben der Eingeborenen ausschließlich zur Zeit des Neu- und Vollmondes, also mit den Springfluten ans Land kommen. Jedenfalls benützen sie die Flut, um einen Teil der beschwerlichen Landwanderung abzukürzen. Auch von einer Seeschlangenart hat Semper gefunden, daß sie zur Geburt ihrer Nachkommenschaft das Land wieder aufsucht.

Die bekanntesten und merkwürdigsten Fälle tierischer Wanderungen, jene, auf welche seit jeher die Menschen am meisten geachtet haben, sind die Wanderzüge der Vögel. Wanderlust ist eine fast allen Vögeln zukommende Eigenschaft, welche aufs engste mit ihrer Flug-



Abb. 419. Brutkolonie des weißen Albatroß (Diomedea immutabilis) auf Laysan.
Photographie nach Rothschild.

fähigkeit verknüpft erscheint. Wandernde Vögel finden wir in allen Gebieten der Erde. Beschränkte Wanderungen führen wohl alle Vögel aus. Oft erstrecken sie sich nur auf die Durchsuchung eines bestimmten Wohngebietes, in anderen Fällen entsprechen sie dem saisonweisen Ortswechsel, wie wir ihn schon bei den Säugetieren kennen gelernt haben. So ist es z. B. festgestellt worden, daß das schottische Moorhuhn (Lagopus scoticus) im Sommer die hochgelegenen Moore bewohnt, während es im Winter die bebauten Täler bevorzugt, die ihm auch in der rauhen Jahreszeit die genügende Nahrung darbieten. Derartige Wanderungen führen auch viele Tropenvögel aus, von denen oft fälschlich angegeben wird, sie seien samt und sonders nicht wandernd; man muß nur an die Flüge von Papageien, Tauben usw. denken, welche den reifenden Früchten nachziehen, um einzusehen, daß Wandern der Vögel in den Tropen ebensogut vorkommt als in anderen Erdgebieten.

Am auffälligsten sind aber jene Wanderungen, welche dadurch bedingt sind, daß der Vogel an einem Orte brütet und an einem anderen seinen regulären Lebensunterhalt findet. Das können wir in besonders lehrreicher Weise bei Seevögeln beobachten, und zwar vor allem bei solchen, welche während ihres gewöhnlichen Lebens vom Lande vollkommen unabhängig sind. Sie alle bedürfen aber des festen Untergrundes während ihrer Brutzeit. Waren sie auch während des Jahres über Tausende von Quadratkilometern des freien Meeres verstreut, so kehren sie doch während der Brutzeit zu dem Ort zurück, an welchem sie selbst ausgebrütet worden waren. Und so sieht man denn auf den Brutinseln und den Vogelbergen, welche seit alters her den Seevögeln als Brutstätte dienen, Vogelarten, die man sonst immer nur in vereinzelten Exemplaren beobachtet, während der Brutzeit zu Tausenden und Hunderttausenden versammelt. Ich will als charakteristisches Beispiel die Inseln

wählen, welche in der Mitte des Stillen Ozeans nicht weit von den Hawaiinseln gelegen sind, und von denen Laysan die bekannteste ist. Auf ihr hat ein deutscher Zoologe, Schauinsland, einmal drei Monate zugebracht und eine äußerst eindrucksvolle Schilderung von der Bruttätigkeit der sie besuchenden Vögel gegeben. In der Mitte des Stillen Ozeans gibt es nicht viel festen Grund, auf welchem die Vögel brüten können. So sehen wir denn auf die wenigen Inseln, welche einsam und unbewohnt genug sind, die Seevögel aus allen Richtungen herbeieilen, um zu nisten. Schauinsland betont, daß Laysan so viele Vogelarten anzieht, weil gerade diese Insel mit ihrem sandigen Boden geeigneter ist als viele andere, die zwar unbewohnt sind, aber felsigen Grund haben und somit für alle jene Sturmvögel und Taucherarten, welche ihr Nest in oft metertiefen Höhlen anlegen, keine Brutstätte darbieten. Der geringe Platz, der auf der Insel zur Verfügung steht, wird in der zweckmäßigsten Weise ausgenützt. Schon beim Herannahen erblickte Schauinsland über der Insel wahre Vogelwolken, und die Scharen der umherflatternden Seeschwalben (Haliplana fuliginosa Peale), welche gerade im Begriffe waren, sich Nistplätze auszusuchen, erschienen in der Ferne wie schwärmende Bienen. „So ist denn stellenweise buchstäblich fast jeder Quadratfuß Landes von brütenden Vögeln besetzt, so daß es dem dahinschreitenden Wanderer, besonders während der Nachtzeit, kaum möglich ist, seinen Fuß zu setzen, ohne daß die Vögel Gefahr laufen, von ihm verletzt zu werden. Aber nicht nur in horizontaler Richtung breiten sich die nistenden Vögel auf der Insel aus, sondern auch in vertikaler, so daß sie also nicht allein nebeneinander, sondern auch über- und untereinander hausen. Weite Strecken, namentlich dort, wo der Sand recht locker ist und geringe Vegetation herrscht, sind von den in Höhlen brütenden Vögeln — den verschiedenen Arten von Sturmtauchern — geradezu unterminiert. Nichts ist beschwerlicher, als solche Stellen zu passieren! Fortwährend bricht die dünne Decke über den Höhlen durch, und bald sinkt man mit dem einen, bald mit dem anderen Bein bis weit über das Knie ein. Dort, wo Gebüsch, namentlich die strauchartige Melde wächst, kommt es vor, daß nicht nur zwei Parteien, sondern sogar vier übereinander wohnen. Auf den Wipfeln der Gesträuche haben die Tölpel und Fregattvögel ihr Nest aufgeschlagen; tiefer unten im Gezweig nisten mit Vorliebe einige der niedlichen Landvögel (meistens Acrocephalus, bisweilen auch Himatione); unten auf der Erde, noch von den Ästen beschattet, brüten die prächtigen Tropikvögel, und noch tiefer im Boden zieht der schwarze Sturmtaucher in seiner unterirdischen Wohnung die junge Brut auf. In vier Stockwerken wohnen hier also die Vögel, und ein Vergleich mit den Mietskasernen der großen Städte ist wirklich naheliegend; wie dort die Menschen aus Mangel an Raum sich von den Mansarden bis zu den Kellerwohnungen herab einschachteln, sind auch hier auf dem übervölkerten Eiland die Vögel gezwungen, ein gleiches zu tun.

Trotz dieser vorzüglichen Ausnutzung des zur Verfügung stehenden Raumes würden aber alle die Vogelarten, welche sich Laysan als Brutplatz erkoren, doch nicht imstande sein, dort genügend Platz zu finden, wenn sie alle gleichzeitig zusammenträfen. Sie müssen daher miteinander abwechseln; ist eine Art mit ihrem Brutgeschäft fertig, so macht sie der anderen Platz, während sie die Insel verläßt, stellt sich die andere ein. Es herrscht ein fortwährendes Kommen und Gehen, und die Folge davon ist, daß man fast zu jeder Jahreszeit brütende Vögel auf Laysan findet, eine Tatsache, die selbst in den Tropen, in welchen die Brütezeit überhaupt eine viel unregelmäßigere ist als in unseren Breiten, Beachtung verdient. So hat sich denn durch eine wahrscheinlich schon viele Jahrtausende währende Gewohnheit und Anpassung an die Verhältnisse ein ganz bestimmter Turnus ausgebildet in der Ankunft und dem Abzug einzelner Arten. Während mehrerer Jahre ist die



Abb. 420. Ausnützung der Eimassen der Brutkolonien auf Laysan.

Kleinbahnen sind angelegt, um die Eier der Seevögel, auf diesem Bild Eier des weißen Albatroß, in ungeheueren Quantitäten zu den Schiffen zu bringen, welche sie in die Albuminfabriken und Zuckerraffinerien führen.

Beobachtung gemacht worden, daß in der Zeit vom 15.—18. August die blauen Sturmtaucher (Oestrelata hypoleuca Salv.), welche fast die ganze Insel mit ihren Höhlen unterminiert haben, auf Laysan eintreffen, ohne daß eine Abweichung von dieser Regel vorkommt. Deutlich haftet mir noch der Abend des 17. August 1896 im Gedächtnis; es war bereits stiller auf der Insel geworden, die lärmenden Seeschwalben hatten ihre Jungen schon groß gezogen, und Tausende von heranwachsenden Albatrossen hatten dem Platz, wo ihre Wiege stand, Lebewohl gesagt und waren hinausgeeilt auf das unermeßliche Meer, das fortan ihre eigentliche Heimat bilden sollte. Wir lenkten unsere Schritte zurück von der Anhöhe, auf deren Spitze wir nach dem Segel, das uns wieder von der Insel nach bewohnten Gegenden führen sollte, ausspähten. Die goldenen Reflexe der untergehenden Sonne verblaßten, und die feine Sichel des beginnenden Mondes begann silbern zu erglänzen; da bemerkte das Auge, dem jede der charakteristischen Bewegungen unserer lüftedurchfurchenden Genossen auf der Insel durch wochenlange Übung vertraut war, eine neue Erscheinung. Von dem verbleichenden Abendhimmel hob sich scharf die Silhouette eines herrlichen Fliegers ab, der in den kühnsten und zugleich zierlichsten Bewegungen die Luft unhörbar, fast ohne Flügelschlag durchschnitt. Die Art, wie er dahinstürmte, erschien uns neu, und wir wußten, daß ein neuer Ankömmling unsere Insel erreicht hatte. Am Abend waren es deren schon mehr, und am dritten erfüllten bereits Tausende die Lüfte. Es waren kaum Taubengröße erreichende zierliche Vögel, die von nun an so die Insel beherrschten, daß dort, wo sie sich angesiedelt hatten, die wenigen noch brütenden Pärchen der Tropikvögel, Seeschwalben usw. vor ihnen zurückwichen, gleich als ob ihnen die Nähe der lärmenden neuen Gäste peinlich

wäre. Auf dem Lande nur Nachtvögel, nahmen sie von den unzähligen, tief unterirdischen Wohnungen wieder Besitz; beim hellen Mondenschein konnte man sehen, wie sie emsig bemüht waren, aus den seit Jahresfrist verfallenen Röhren mit ihren zarten Füßchen den lockeren Sand zu entfernen.

Wenige Monate später wird das Aussehen der Insel von neuem durch eine Einwanderung noch imposanterer Art als die geschilderte verändert. In den letzten Tagen des Oktober erscheinen die ersten Vorposten der prächtigen Albatrosse, und einige Tage darauf gewährt die Insel von einem erhöhten Punkt den Anblick, als wäre sie dicht mit großen Schneeflocken bedeckt (Abb. 419). Es gibt kaum ein Fleckchen Erde, von dem das blendend weiße Gefieder eines Albatrosses sich nicht abhebt, und die Zahl dieser Vögel ist oft so groß, daß viele nur mit ungünstigen Plätzen vorlieb nehmen, viele wieder abziehen müssen.

Von den Invasionen der übrigen brütenden Seevögel der Insel erwähne ich nur noch die der Seeschwalben, die so mächtig ist, daß in den ersten Tagen, in denen die Vögel noch keinen festen Nistplatz sich ausgesucht haben, die Insel von weitem den Eindruck macht, als lagere eine schwere Rauchmasse über ihr, so dicht ist die Schar der flatternden Vögel."

Abb. 421. Wandertaube (Ectopistes migratorius). Orig.-Photographie nach dem Exemplar der Münchner Zoologischen Staatssammlung.

Wir haben diese ausführliche Schilderung vorausgeschickt, weil aus ihr mit Klarheit hervorgeht, daß die auf Laysan brütenden Zugvögel durch zwingende Ursachen veranlaßt werden, von allen Seiten her in der Brutzeit auf diese Insel loszuwandern, obwohl kein Unterschied in der Temperatur oder sonstwie im Klima zwischen ihrem gewöhnlichen Aufenthaltsort und der Umgebung der Inseln zu konstatieren ist.

Die Vogelfauna von Laysan bietet uns aber auch Beispiele von Vögeln, welche überhaupt nicht wandern. Auf ihr kommen fünf Landvogelarten vor, die sonst nirgends auf der ganzen Erde gefunden werden: eine Ente, eine Ralle und drei kleine Singvögel. Der eine unter ihnen, die Ralle (**Porzanula palmeri Froh**), ist sogar vollkommen flugunfähig, während die Finken (**Telespiza cantans Wis.**) und ein kleiner roter Vogel **Himatione freethii Roth.** sehr wohl zu fliegen vermögen. Solche auf eine Insel beschränkte Vogelformen gibt es ja bekanntlich noch viele. Ich erinnere nur an die endemischen Vogelarten der kanarischen Inseln, von Hawai und den Galapagos.

Es braucht aber ein Vogel nicht auf eine Insel gebannt zu sein, welche auf Hunderte oder Tausende von Kilometern im Umkreis der für Landvögel verderbenbringende Ozean umgibt, um Standvogel zu sein. Auch mitten in den Kontinenten gibt es zahlreiche Vögel, deren Lebensweise und Gewohnheiten sie eng an den Ort fesseln. So sind unter den Vögeln unserer Heimat der Sperling, das Rebhuhn, der Zaunkönig, die Goldammer, der Kolkrabe, das goldschöpfige Goldhähnchen (**Regulus cristatus Koch**) ausgesprochene Standvögel, das heißt, sie wandern nicht und bleiben meist im Umkreis ihrer Geburtsstätte dauernd wohnen.

Als Strichvögel bezeichnen wir solche Vögel, welche Wanderungen von nicht allzugroßem Umfang zum Zwecke der Nahrungssuche unternehmen. So sind unsere Meisen aus-

gesprochene Strichvögel. Im Herbst kann man sie oft in großen Scharen, welche gleichzeitig Kohl-, Blau-, Tannen-, Sumpf-, Schwanz- und Haubenmeisen umfassen, den reifenden Haselnüssen und anderen Früchten nachziehen sehen. Auch die Grünlinge, Kleiber, Stieglitze, Zeisige, Buchfinken, Bergfinken und Hänflinge pflegen zu streichen. Ausgesprochene Strichvögel sind die Kreuzschnäbel und viele Spechte. Ja, selbst von dem Auer- und Birkwild können wir feststellen, daß sie bis zu einem gewissen Grade streichende Standvögel sind. Letzteres gilt auch für Haubenlerche und Rebhuhn. Strichvögel, deren Züge im größten Maßstabe stattfanden, waren auch die Wandertauben Nordamerikas (Abb. 421). Das Streichen der Vögel ist ausschließlich durch das Aufsuchen günstigerer Futterplätze bedingt und unregelmäßig in der Richtung.

Seit jeher haben unter den Völkern Europas und Asiens diejenigen Vögel am meisten Aufmerksamkeit erregt, welche regelmäßige Wanderungen ausführen. Gehört doch mehr als die Hälfte der europäischen Vögel zu den Zugvögeln. Die Vorbereitungen, welche viele Arten zu ihren Zügen treffen, ihre Massenversammlungen, die Veränderungen, die sie im Charakter der Landschaft bei ihrem Eintreffen hervorrufen, sind so augenfällige Erscheinungen, daß sie von einigermaßen aufmerksamen Naturbeobachtern nicht übersehen werden konnten.

Die Zugvögel verlassen sämtlich ihr Wohngebiet im Herbst, um im Frühling wiederzukehren. Diejenige Zeit, welche also viele Säugetiere im Winterschlaf verbringen, während deren Reptilien und Amphibien Erstarrungszustände durchmachen, die ganze Insektenwelt verschwunden ist, diese Zeit bringen die Zugvögel in günstigeren Klimaten zu. Alle Vögel, welche sich ausschließlich von Insekten ernähren, ebenso diejenigen, deren Nahrung aus Lurchen und Kriechtieren besteht, sowie viele Wasservögel, deren Wohngewässer zufrieren, sind genötigt, im Winter die dem Winterpol genäherten Regionen zu verlassen. So vermissen wir denn im Winter von unseren Vögeln die Nachtigallen, Grasmücken, Spötter, die meisten Drossel- und Finkenarten, die Lerchen, Bachstelzen, Pirol, Kuckuck, Wendehals und Neuntöter. Die Schwalben, Mauersegler, Stare, aber auch Falken, Eulen und andere Raubvögel sind verschwunden. Störche, Kraniche, Reiher, die Brachvögel, Regenpfeifer, Kiebitze, Strandläufer, Gänse, Säger und Enten haben uns verlassen. Also viele unserer auffallendsten Vogelformen gehören zu den Zugvögeln. Von vielen von ihnen, so von Störchen, Staren und Schwalben, konnten wir die Vorbereitungen zur Reise und den Aufbruch beobachten. Viele andere sind aber in aller Stille verschwunden, ohne daß wir ihre Abreise bemerkten. Nur aus ihrer Abwesenheit schließen wir, daß sie sich auf dem Zuge befinden. Die wissenschaftliche Forschung hat mit Hilfe von Tausenden von Mitarbeitern für eine große Anzahl von Zugvögeln viele Einzelheiten der jährlichen Wanderungen festgestellt, wenn auch an dem großen Problem des Vogelzuges noch viele wichtige Fragen als unbeantwortet zu bezeichnen sind.

Überall auf der Erde, wo es einen ausgesprochenen Winter gibt, also in der Region um beide Pole herum bis weit gegen die Wendekreise hin, verschwinden während der kühleren Jahreszeit eine große Anzahl von Vogelarten.

In früherer Zeit nahm man wohl an, daß manche der Arten in einen Winterschlaf versänken, den sie in Höhlen verborgen verbrächten. Heute weiß man, daß kein einziger Vogel die Fähigkeit zu einem Winterschlaf besitzt, daß die wenigen Schwalben z. B., die man in späten Herbstmonaten beobachtet hat, Nachzügler sind, die infolge von Krankheit oder anderen Gründen sich dem großen Zuge nicht angeschlossen haben, und welche dem Untergang geweiht sind. Gewisse Vögel vermögen infolge ihrer hohen Bluttemperatur, des



Abb. 422 Wildenten auf dem Zug.

guten Wärmeschutzes durch ihr Gefieder und der besonderen Instinkte, die es ihnen erlauben, im Winter eventuell eine andere Nahrung zu suchen als im Sommer, oder die sie in den Stand setzen, geschützte Orte aufzusuchen, auch den Winter in ihrer kalten Heimat zu verbringen. Das sind die Standvögel, während die Zugvögel sich alle auf die Reise machen. Manche Arten sind bei uns Standvögel, die in weiter nördlich gelegenen Gebieten Zugvögel sind, so z. B. Buchfinken, Kiebitze zum Teil usw.

Wo fliegen sie nun alle hin, diese ungezählten Scharen, welche aus vielen Millionen von Individuen zusammengesetzt sein müssen? Sie suchen stets klimatisch in jener Zeit bevorzugte Regionen der Erde auf. Meist sind das Gebiete, welche mehr gegen den Äquator hin gelegen sind, womit nicht gesagt sein soll, daß die Reise der Zugvögel stets den Meridianen entlang vom Pol äquatorwärts verläuft. Das Reiseziel der meisten Zugvögel Europas ist Afrika. Die Vögel Nordasiens suchen das tropische Asien auf, und zwar diejenigen des westlichen Sibirien und der südlich sich anschließenden Gebirgsländer Indien, Ceylon, wohl auch zum Teil noch das südliche Persien und Arabien, während die Bewohner des östlichen Sibirien sowie Nordchinas und Japans nach Südchina, Hinterindien, dem malayischen Archipel und wohl auch zum Teil zur Inselwelt des Stillen Ozeans wandern.

Die nordamerikanischen Vögel ziehen nach Südamerika; besonders das große Tropenland von Brasilien ist eine Zuflucht für große Mengen von ihnen, doch wandern nicht wenige südlich bis nach Argentinien. Auf der südlichen Hemisphäre verläuft die Wanderung in umgekehrter Richtung, und die Vögel Patagoniens und des Feuerlandes ziehen nordwärts nach Argentinien und Brasilien. Dort treffen also gelegentlich Wanderer aus dem Norden und aus dem tiefen Süden zusammen. So gibt Hudson an, daß **Limosa haemosticta** in zwei Rassen in Argentinien vorkommt, von denen die eine Gast aus Nordamerika ist, die andere wahrscheinlich von Feuerland stammt. Die eine geht, wenn die andere kommt. Die südafrikanischen Vögel wandern teilweise nach Norden, und für die Bewohner der antarktischen Inseln südlich von Asien, Australien und Neuseeland bieten die nördlich gelegenen tropischen Gebiete die geeignete Zuflucht; manche südpazifische Vögel wandern nördlich bis zu den Hawaiischen Inseln. Wir können also im großen und ganzen feststellen, daß überall die Zugvögel einer ungünstigen Jahreszeit ausweichen und während deren Dauer ein wärmeres Klima aufsuchen. Ganz trifft dies ja nicht zu, da z. B. von australischen Vögeln berichtet wird, daß sie während des Zuges auf polynesischen Inseln weilen, deren Temperatur dann tiefer ist als die zu gleicher Zeit in Australien herrschende.

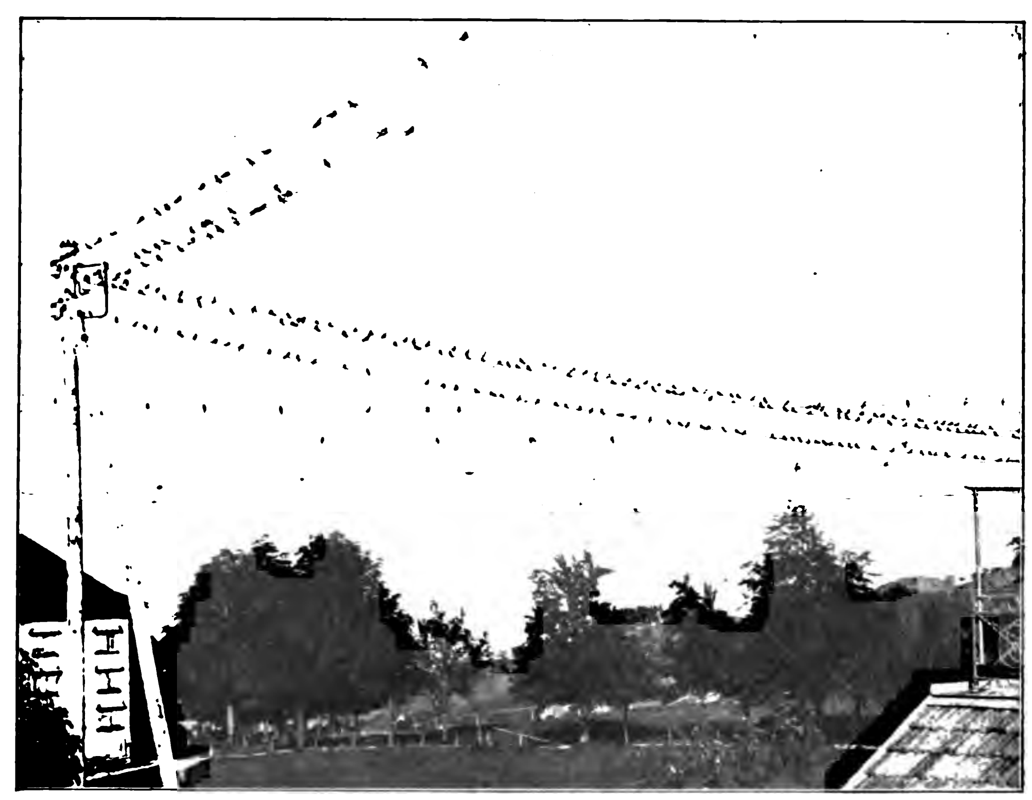


Abb. 423. Schwalben sich zum Herbstzug versammelnd.
Orig.-Photographie, aufgenommen in Heiden über dem Bodensee.

Etwas exakter ist die Feststellung, daß in der Regel Zugvögel in dem am meisten polwärts gelegenen Teil ihres Verbreitungsgebietes brüten. Doch werden wir auch von dieser Regel noch Ausnahmen kennen lernen.

Eine wichtige Frage ist nun, auf welchen Wegen die Zugvögel ihr Winterquartier aufsuchen, und auf welchen Wegen sie in die Brutheimat zurückkehren. Da ist nun festzustellen, daß nicht alle Vögel eines Gebietes auf den gleichen Wegen ins Winterquartier ziehen und ferner, daß nicht immer der Rückweg nach der Brutheimat auf dem gleichen Wege erfolgt, wie die Wanderung ins Winterquartier. Ein lehrreiches Beispiel bietet uns hierfür die Vogelwelt Grönlands dar. Man hat beobachtet, daß ein Teil von ihr über Labrador nach Südamerika wandert, während ein anderer Teil über Island und Europa den Flug nach Afrika antritt. Unser Wissen von der Wanderung der Vögel ist für die verschiedenen Vogelarten recht verschieden weit ausgebaut. Das liegt daran, daß manche Vögel infolge ihrer Zuggewohnheiten leicht zu beobachten sind, während andere sich der Beobachtung vollkommen entziehen. Während die Züge der Schwalben, der Stare und der Störche, zu denen die Tiere durch große Versammlungen (Abb. 423) sich vorbereiten, der Beobachtung kaum entgehen können, werden die Wanderzüge der Falken oder die ganz verborgen wandernden Nachtigallen, Grasmücken, Neuntöter nur ganz selten beim Aufbruch gesehen. Es sind hauptsächlich die Feldvögel, Vögel des offenen Geländes, die große Versammlungen bilden und dann in Massen wandern. Wald- und Buschvögel wandern verborgen und einzeln oder in kleinen Trupps. Viele der erstgenannten wandern bei Tag und ruhen nachts, wie Schwalben, Störche, Stare, während andere, wie Grasmücken, Enten usw., nachts wan-

dern. Manche Formen sind auch sehr auffallend, trotzdem sie in kleinen Trupps wandern, durch die eigenartige Anordnung beim Flug. Kraniche, Wildgänse u. a. fliegen in einem ungleichschenkligen Dreieck, wobei immer ein Vogel, der die Spitze hat und dadurch stärker ermüdet wird, in kurzen Intervallen von einem anderen abgelöst wird (vgl. Abb. 410 S. 513 und 422 S. 536), Möven u. a. in einer schiefen Linie. Und so werden die einen Vögel leicht an verschiedenen Orten während des Zuges gesehen werden können, während andere vollkommen unbeobachtet die großen Länderstrecken, die sie passieren müssen, durchhuschen. Es ist also nicht verwunderlich, daß über die Wanderung der Vögel viele sehr vage Hypothesen entstanden sind.

Die ersten Untersucher, welche sich auf etwas breiterer Basis mit dem Zugproblem beschäftigten, so z. B. Schlegel, Brehm, Keßler und Middendorf, gingen zum Teil von sehr phantastischen Vorstellungen aus. Middendorf z. B. sammelte aufs eifrigste Daten über das erstmalige Auftreten von Zugvögeln im Frühjahr in Rußland und Sibirien und ebenso die Daten ihres Abflugs im Herbst. Er trug die Punkte, an dem die Beobachtungen für die gleiche Vogelart in der gleichen Zeit erfolgt war, auf einer Karte ein und bezeichnete die durch die Verbindung dieser Punkte entstandenen Kurven als Isopiptesen. Aus seinen Beobachtungen glaubte er verschiedene Schlüsse ziehen zu können. Erstens einmal glaubte er festgestellt zu haben, daß im nördlichen Asien die Wanderlinien sämtlich gegen die Halbinsel Taimyr konvergierten, und indem er annahm, daß in deren Nähe einer der magnetischen Pole der Erde gelegen sei, postulierte er, daß die Vögel mit einem magnetischen Sinn begabt seien, der sie rein reflektorisch dem nördlichsten Teil ihres Verbreitungsgebietes bzw. dem magnetischen Pol entgegenführe. Seine Beobachtungen waren bis zu einem gewissen Grade richtig. Wir werden aber sehen, daß sie in ganz anderer Weise erklärt werden müssen. Die Isopiptesen veranlaßten ihn zu einer weiteren Verallgemeinerung, welche die Tatsachen erklären sollte. Er nahm an, und diese Annahme teilte z. B. Keßler mit ihm, daß die Vögel alle „mit breiter Front" wanderten. Darunter ist zu verstehen, daß die Vögel jeweils von ihrer Brutheimat aus sich direkt äquatorwärts wenden und auf ganz gesonderten Wegen alle für sich dem Winterquartier entgegenziehen. Und ebenso sollten auf dem Rückwege die Vögel jeweils von ihrem Aufenthaltsort sich in der Richtung des Meridians der Brutheimat entgegenbegeben.

Diese Anschauungen, die auch später noch der verdienstvolle, aber auch so phantastische Leiter der Vogelwarte Helgolands Gätke teilte, wurden vor allen Dingen durch die Untersuchungen von Sundevall, Palmén, Severtzow, Menzbier und neuerdings durch die organisierte Arbeit der ungarischen Vogelzentrale unter Herman, der Vogelwarte Rositten unter Thienemann sowie der vielen ornithologischen Vereinigungen erschüttert. Es hat sich gezeigt, daß jedenfalls sehr viele Vogelarten auf ganz bestimmten Zugstraßen wandern. Auf diesen wandern sie meist in relativ schmalen Heerzügen, die breiter werden, wenn reiches, fruchtbares Land ohne größere Terrainhindernisse durchzogen wird. In engen Tälern oder Gebirgspässen wird oft eine dichtgedrängte Kolonne aus dem Zug; dasselbe kann an Meerengen, Inselketten, Binnenseen usw. sich ereignen. Die Mehrzahl der Wasser- und Sumpfvögel wandert an den Meeresgestaden, an Seen, Flüssen und Sümpfen entlang. In diese üblichen Zugstraßen können aber auch große Strecken eingeschaltet sein, welche über freies Meer führen. Die Landvögel fliegen vielfach über die Kontinente, vor allem durch Flußtäler, weniger durch Gebirge in ihrer Zugrichtung beeinflußt; aber auch für sie spielen die Küstenlinien bei der Bestimmung der Zugrichtung offenbar eine große Rolle. So hat man Schwalben und andere bei Tag wandernde Vögel in wenig hundert Meter Abstand von



Abb. 424. Europäische Störche im Winterquartier in Deutschostafrika. Naturaufnahme nach C. G. Schillings. (Aus C. G. Schillings, Mit Blitzlicht und Büchse. R. Voigtländers Verlag, Leipzig.)

der Küste diese entlang fliegend beobachtet, oft auch über dem Wasser fliegend und Buchten über dem freien Wasser kreuzend. Jedenfalls hat jede Art ihre ganz spezifischen Zugstraßen, welche sie nur unter ganz besonderen Umständen verläßt. Diese Zugstraßen sind noch für keine Vogelart für die ganze Strecke exakt festgelegt. Die genauesten Angaben haben wir bis jetzt für eine Anzahl europäischer und nordamerikanischer Vögel. Sicher spielt für viele europäische, speziell westeuropäische Vögel die Route entlang der Küstenlinie des Golfs von Biscaya und um Spanien und Portugal herum oder durch diese Länder und durch Frankreich eine wichtige Rolle. So ist durch Markierungsversuche nachgewiesen, daß Nebelkrähen sowie Lachmöven und andere Strandvögel westlich ziehen; sie wurden in Südfrankreich, Spanien und England auf dem Herbstflug nachgewiesen, selbst wenn sie aus Ostpreußen stammten. Aus dem Norden kommende Vögel benutzen die Küstenlinien von England, andere fliegen an den norwegischen Küsten und an der Nordseeküste von Deutschland entlang, um dann vielfach über England in die westeuropäische Flugstraße einzubiegen. Unzweifelhaft überfliegen aber viele Vogelarten auch große Strecken des Kontinents. Das Rheintal, Oder, Weichsel, Elbe, die großen osteuropäischen Flüsse, aber auch die Gebirge beeinflussen die Flugrichtung in hohem Maße. Durch Markierungsversuche, ausgeführt von der Vogelwarte Rositten, hat man feststellen können, daß z. B. unser Storch aus den östlichen Provinzen Preußens über Land über Ungarn und dann über die Balkanhalbinsel, wo er bei Konstantinopel, wie jedes Jahr beobachtet wird, den Bosporus überfliegt, weiter über Kleinasien, Syrien und Palästina nach Ägypten fliegt; hier hält er sich aber nicht auf, sondern setzt die Reise bis tief ins äquatoriale Afrika hinein fort. Während unseres Winters hat man in Deutsch-Ostafrika große Scharen von Störchen beobachtet, die, wie schon oben (S. 139)

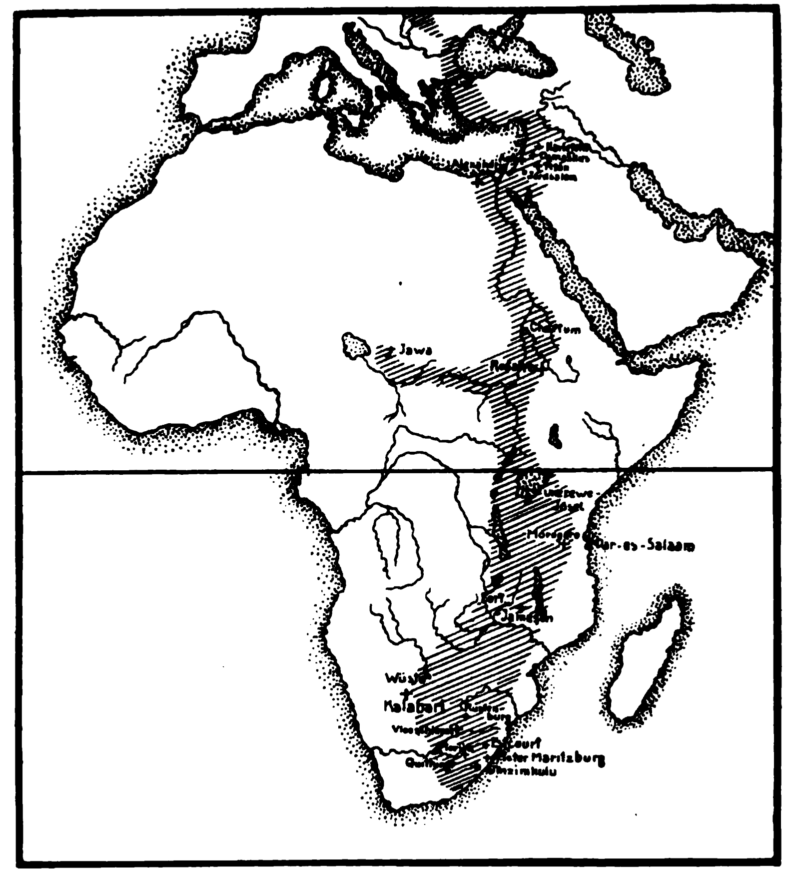


Abb. 425. Wandergebiet der norddeutschen Störche in Afrika und Westasien (schraffiert). + + + Erlegungsorte markierter deutscher Störche. Nach Thienemann.

beschrieben worden ist, mit Marabus zusammen Heuschrecken jagen (Abb. 424). Sie bringen aber noch viel tiefer in den afrikanischen Kontinent ein. Markierte Exemplare wurden nicht nur am blauen Nil und am Viktoria-Nyanza, sondern auch am Tschadsee, ja sogar in Rhodesia, in Natal, Kapland, Basutoland und in der Kalahari geschossen. Da Störche aus Westdeutschland auf dem Zug in Spanien festgestellt werden konnten, so ist anzunehmen, daß dieselben auf einer anderen Zugstraße, nämlich der westeuropäischen, nach Afrika gelangen. In Nordamerika ist eine der wichtigsten Zugstraßen durch den Verlauf des Mississippitales bedingt, eine andere verläuft an der Ostküste von Nordamerika und dann quer über den Golf von Mexiko. Eine Hauptroute, wie sie das Mississippital darstellt, empfängt eine Menge von Nebenrouten, die wie Nebenflüsse in sie einmünden. Viele unserer europäischen Vögel müssen große offene Strecken des Mittelmeeres überfliegen. Von den starken, kräftigen Fliegern bekommt der Seefahrer meist kaum etwas zu sehen. Aber wenn Sturm und Regen den Flug erschweren, dann werden die Schiffe oft von Hunderten ermüdeter, schwacher Schwalben, Bachstelzen, Nachtschwalben, Steinschmätzern, Piepern als Zufluchtsort aufgesucht. Ich selbst habe westlich von Korsika Stare und Wiedehopfe unter diesen Umständen auf dem Frühjahrsflug beobachtet.

Unsere Hausschwalbe (speziell Hirundo rustica, die Rauchschwalbe) hat als Brutvogel eine sehr weite Verbreitung. Sie nistet in ganz Europa bis 63° ja 70° nördlicher Breite und verbreitet sich über die Mittelmeerländer bis Afrika, nördlich der Sahara, in deren Oasen aber schon Schwalben als Wintergäste aus nördlichen Gebieten vorkommen. Die europäischen Schwalben haben ihr Winterquartier in Afrika bis zum Kap hinunter. Sie kommen nach W. L. Sclater in Kapstadt Ende Oktober an und sind dort von November bis März ein häufiger Vogel; Mitte April sind die letzten abgereist. Nun treffen Schwalben aus dem Süden von Afrika südlich der Sahara schon in der zweiten Februarhälfte ein, An-

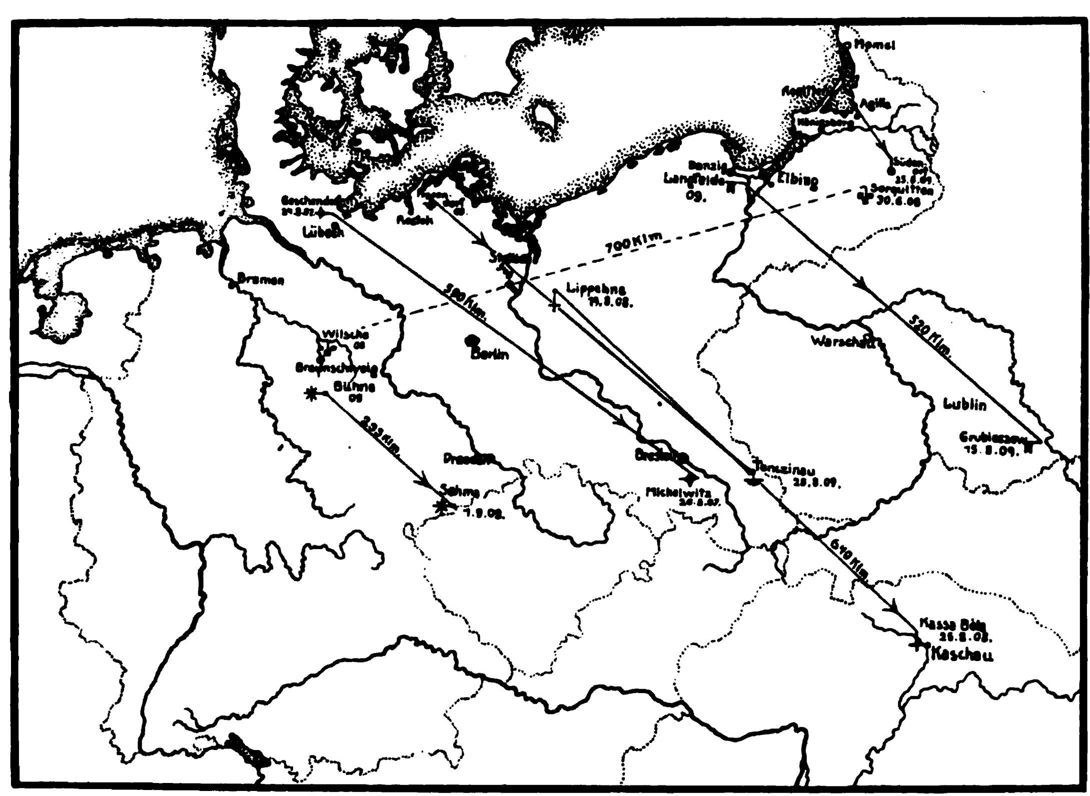


Abb. 426. Brutheimat, Erlegungsort und Reiseweg einiger norddeutscher Störche, nebst Erlegungsdaten. Alle während des Herbstzugs erlegt. Nach Thienemann.

fang März kommen sie in Südeuropa an, Ende März in Mitteleuropa, Mitte April trifft die Hauptmasse in England ein. Also die Abreise in Kapstadt erfolgt gleichzeitig oder gar später als die Ankunft in Europa, speziell England! Es können also nicht die nämlichen Vögel sein, welche in Nordafrika einen Monat früher ankommen, als die Südafrikaner abreisen! Denn die bei Tag ziehenden Schwalben sind, wie oft beobachtet wurde, nicht gerade sehr rasche Wanderer. So können wir denn annehmen, daß die im Süden Afrikas überwinternden Schwalben aus dem hohen Norden stammen, sie ziehen erst spät im Frühling bei uns durch. Unsere Schwalben würden demnach ihr Winterquartier nur wenig südlich der Sahara haben. Es scheint, daß Vögel, je weiter nördlich ihre Brutheimat ist, um so südlichere Winterquartiere aufsuchen, vielleicht weil sie infolge der langen Reise die nördlicheren schon voll besetzt finden. Jedenfalls kommen die Schwalben nach Sclater mit ganz zerschlissenem Gefieder in Kapstadt an und machen vor der Abreise nordwärts ihre Frühlingsmauser durch. Es scheint, daß diejenigen Schwalben, welche die westeuropäische Zugstraße benützen (s. unten) in Liberia und sonstwo im tropischen Westafrika überwintern, während die Wanderer auf der östlichen Straße durch das Niltal bis tief in den afrikanischen Kontinent gelangen. In Bayern fliegen die über den Alpen angelangten Schwalben bis zum Donautal, um sich von dort nach allen Seiten in ihre Brutreviere zu begeben. So kommt es, daß in Südbayern die Schwalben in manchen Gegenden im Frühjahr von Norden her anlangen.

Hirundo rustica brütet aber auch in Kleinasien, Persien, Afghanistan und Westsibirien; diese Vögel überwintern in Sind und dem westlichen Ostindien. Eine Varietät (H. gutturalis) nistet im Himalaya und nördlich von ihm bis China und Japan, sie hat ihr



Heutiger Wanderweg 1—7 dessen allmähliche Entwicklung.

Abb. 427. Allmähliche Entwicklung des großen Überseeflugs bei Charadrius dominicanus, dem nordischen Goldregenpfeifer. Nach Cooke.

Winterquartier in Indien und Birma, ja sie soll gelegentlich bis Australien und Neuseeland geraten. Eine weitere Lokalform (H. tytleri, H. erythrogaster) hat ihre Brutheimat in Ostsibirien und jenseits der Behringsstraße in ganz Nordamerika einschließlich Mexiko. Sie geht im Winter teils nach Birma, teils nach Zentral- und Südamerika, besonders Brasilien; die mexikanischen Rauchschwalben jedoch sind entsprechend dem günstigen Klima des Landes keine Zugvögel. So kann man also sagen, daß die Schwalben als Kosmopoliten fast die ganze Erde bewohnen, indem sie in unserem Sommer die nördliche, in unserem Winter die südliche Halbkugel beleben. In der Mitte ihres Verbreitungsgebietes führen sie nur kurze Wanderungen aus, oder sie werden gar zu Standvögeln.

Ähnliche Beispiele des sich gegenseitig Überwanderns sind für zahlreiche andere Vögel besonders in Nordamerika festgelegt worden. Vielfach treffen beim Frühlingszug in einer Gegend zuerst die alten Vögel der dort nistenden Form ein, dann passieren diejenigen durch, die ein bißchen weiter nördlicher brüten, schließlich kommen die Bewohner des nördlichsten Teiles des Verbreitungsgebietes der Art durch.

Als besonders fruchtbar für das Problem des Vogelzuges hat sich das Studium einiger arktisch-amerikanischer Vogelarten erwiesen. An der Nordküste von Amerika, von Alaska bis zur Hudsonbai, erstreckt sich das Brutgebiet zweier Arten von Goldregenpfeifern. Die eine Art nistet direkt an der Nordküste von Alaska und auf den Inseln und im ganzen Küstengebiet der Dominion von Kanada, östlich bis zur Hudsonbai. Es ist dies Charadrius dominicanus, ein sehr naher Verwandter unseres Ch. pluvialis (= Ch. apricarius L.). Sobald in dem kurzen arktischen Sommer die Jungen des Goldregenpfeifers einigermaßen selbständig geworden sind, brechen die Tiere schon auf und wandern nach Südosten bis Labrador; dort verweilen sie einige Wochen und nutzen den reichgedeckten Tisch des Herbstes aus. Dann fliegen sie über den St. Lorenzgolf nach Neuschottland, wo sie sich in großen Massen sammeln, ehe sie den großen Flug über den Ozean antreten, eine der erstaunlichsten Wanderleistungen von Vögeln, über die wir genau unterrichtet sind. Sie reisen nämlich von Neuschottland in einem großen Flug ohne Zwischenstation bis Südamerika.

Dabei müssen sie 250—350 km in der Stunde zurücklegen. Nach Cooke, dem wir die Darstellung dieser Wanderung verdanken, können sie nur bei günstigem Wind die Reise in einem Zug vollbringen. Herrschen starke nordöstliche Winde, so werden sie gegen den Kon-

tinent gedrängt, und die Jäger bei Kap Cod, auf den Bermudas und, wenn Südostwind weht, auf Barbados werden durch ihre Wanderscharen erfreut. Bei Westwind passieren sie aber noch 600—700 km östlich von den Bermudas, zu denen sie nur bei sehr schlechtem Wetter gedrängt werden; in solchen Zeiten machen sie eventuell sogar eine Station auf einer der nördlichen Antillen. Den südamerikanischen Kontinent erreichen sie in Guyana, von wo sie über Venezuela, Brasilien auf unbekannten Wegen in das Winterquartier nach Argentinien, ja selbst wohl Ost-Patagonien gelangen.

Die Frühjahrsroute heimwärts geht bemerkenswerterweise auf anderem Wege vor sich, nämlich über das Festland, über Bolivia nach Zentralamerika; dann von Yucatan über den Golf von Mexiko nach Texas und dann langsam das Mississippital aufwärts und schließlich quer durch Kanada zu dem Brutgebiet. Die große Achse dieser Wanderellipse hat eine Länge von über 11000 km.

Brutheimat von Ch. dominicanus. Winterquartier. ------ bekannter Reiseweg.

Abb. 428. Der Zug des nordischen Goldregenpfeifers (Charadrius dominicanus). Nach Cooke.

Cooke geht von der Ansicht aus, daß dieser Wanderweg sich allmählich entwickelt habe, indem die Regenpfeifer entsprechend dem Zurückweichen der Eiszeitvereisung allmählich nach Norden vordrangen, bei der Wanderung zu den nahrungsreichen Gegenden im Osten kamen und allmählich den kürzeren Weg über das Meer fanden (vgl. Karte Abb. 427, Route 1—7).

Der zweite interessante Goldregenpfeifer des arktischen Nordamerika ist Charadrius fulvus, der pazifische Regenpfeifer, der an der Westküste von Alaska und an der Nordküste der ostsibirischen Tschutschkenhalbinsel brütet. Die Art hat ihr Winterquartier in Südostasien und Ostaustralien und auf den Inseln von Formosa und den Liu-Kiu bis zu den Marshall- und Hawaiinseln, dem Malayischen Archipel, Neu-Guinea und zu den Paumotu-Inseln. Die alaskischen Vögel scheinen nun direkt über die Aleuten und über den offenen Ozean nach den Hawaiinseln zu fliegen. Auch für diesen Goldregenpfeifer hat Cooke eine allmähliche Entwicklung des Wanderwegs sich ausgedacht, bei welcher der fluggewaltige Vogel sich immer mehr von Festlandsgrenzen und Inselketten freimachte (vgl. Karte Abb. 429, Route 1—5).

Wie Cooke gezeigt hat, sind in Amerika noch manche andere gegenwärtige Zugstraßen auf Vereinfachung früherer zurückzuführen. Viele Vögel fliegen jetzt noch entlang der Küstenlinie um den Golf von Mexiko, dann durch Mexiko und Zentralamerika nach Südamerika.



Abb. 429. Entwicklung des Wanderzugs von Charadrius fulvus, dem pazifischen Goldregenpfeifer. Nach Cooke.

Andere schneiden den Bogen des Landes auf kürzeren oder längeren Sehnen ab, welche sie in gefährlicherem, aber raschem Überseeflug dem ersehnten Ziele zuführen. Letztere Arten haben offenbar allmählich die Gewohnheit angenommen, auf immer längeren Strecken sich der offenen See anzuvertrauen. Sehr charakteristisch ist dabei, daß nur ganz wenige nordamerikanische Vögel über die eigentlich relativ gefahrlose Brücke, welche die Kette der Antillen ihnen bietet, nach Venezuela wandern. Ebenso wird die Meerenge bei Dover nur selten von englischen Vögeln als Passage benutzt.

Die Wanderleistungen der Zugvögel sind oft enorm. Wir haben das schon bei den oben gemachten Angaben gesehen; welch enorme Leistung ist es, wenn ein junger Storch von 8 Monaten die Reise bis in die Kalahari gemacht hat. Kaum einen Monat war er flügge, als er die große Fahrt antreten mußte. Arktische Vögel, wie z. B. die Wasserläufer (Totanus canutus L.), welche in Grönland brüten, wandern bis Deutsch-Südwestafrika ins Winterquartier. Die arktische Seeschwalbe ist im Nordwinter südlich von Südamerika und in der Antarktis geschossen worden. Ihr Wanderweg würde also unter Umständen 25000 km betragen.

Bei der Wanderung, besonders wenn sie über See fliegen, erheben sich die Zugvögel oft zu beträchtlichen Höhen, so daß sie für das unbewaffnete menschliche Auge unsichtbar werden. Allerdings die phantastischen Höhenangaben, welche Gätke gemacht hat, treffen nicht zu. Höhenbestimmungen, die man bei astronomischen Beobachtungen gelegentlich gemacht hat, zeigen, daß Vögel oft in Höhen von 800—2000 m fliegen. Enten und Gänse wurden in 300, 400, 800, ja 1800 m Höhe beobachtet. Weniger gesichert sind die Angaben Scotts, der vor der Mondscheibe Flughöhen von 1500—3000 m, ebenso Chapmans, der solche von 3000—5000 m und Riccos, der für Kraniche vor der Sonnenscheibe 8000 m berechnete. Doch wechselt die Flughöhe beim Zug sehr; bei ruhigem Wetter kann man an den Küsten Vögel dicht über dem Meeresspiegel wandern sehen, Wildgänse, Kraniche, Stare fliegen oft in Höhen von nicht mehr als 30—50 m. Lerchen, Drosseln, Stare berühren nach Clark beim Flug über die Nordsee fast deren Wellen. Bei klarem Himmel pflegen die Zugvögel sich in größeren Höhen zu halten, bei Regen, Nebel und dichtem Gewölk suchen sie die Erdnähe.

Auch über die Wanderschnelligkeit der Vögel gibt es viele abenteuerliche Angaben. Immerhin müssen wir bei manchen Formen mit erheblichen Geschwindigkeiten rechnen. So wurden bei den oben erwähnten exakten Höhenbestimmungen des Flugs von Gänsen und

Enten 70—75 km pro Stunde festgestellt. Die ganz großen Schnelligkeiten, die manche Vögel erreichen müssen, wenn man die Daten ihres Abflugs und ihrer Ankunft in entfernten Gegenden in Rechnung zieht, erklären sich aus der fördernden Wirkung des Windes, der sich unter Umständen zu ihrer eigenen Flugschnelligkeit addiert. Es sind bei wandernden Vögeln exakte Fernrohrbeobachtungen gemacht worden, welche Geschwindigkeiten von mindestens 120—190 km in der Stunde ergaben. Brieftauben erreichen im Durchschnitt 75 km in der Stunde, Schwalben bis zu 200 km. Es wurde mit ziemlicher Sicherheit nachgewiesen, daß Singvögel in etwa 10 Stunden, Krähen in etwa 2—3 Stunden die Nordsee von Helgoland bis zur südenglischen Küste, also eine Distanz von etwa 500 km überfliegen.

Da der Wind einen so großen Einfluß auf den Flug der Vögel hat, ist es kein Wunder, daß sie nicht selten von langdauernden Stürmen weithin verschleppt werden. So sind südatlantische, ja selbst südpazifische Sturmvögel bis nach Europa geraten. Nordamerikanische Vögel gelangen manchmal bis tief nach Deutschland hinein.

Wind und Wetter spielen eine große Rolle bei der Wanderung der Vögel. Schlechtes Wetter, Nebel, Regen, starker Sturm hält sie jederzeit unterwegs auf, veranlaßt sie auch, die Abreise zu verschieben. Wärme im Herbst schiebt den Aufbruch nach dem Süden, Kälte im Frühling die Ankunft der Wanderer hinaus. Die Vögel können aber so wenig wie wir das Wetter voraussehen, und so werden sie oft von schlechtem Wetter auf der Reise überrascht, werden verschlagen und gehen massenhaft zugrunde.

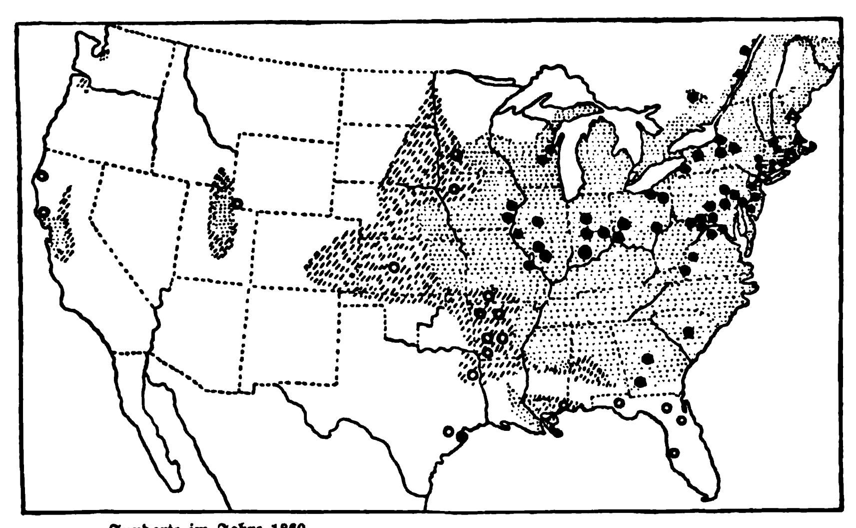
Die barometrisch feststellbaren Verhältnisse der Atmosphäre spielen offenbar nach den Untersuchungen englischer und deutscher Forscher sowie Hermans in Ungarn eine große Rolle bei der Reise der Vögel. Doch lassen sie sich vielfach nicht im einzelnen analysieren (vgl. unten S. 554).

Die Temperatur ist beim Herbstzug von größerer Bedeutung als Veranlassung zum Aufbruch als beim Frühlingszug. Die Vögel, die aus den Tropen kommen, wandern vielfach in zur Zeit ihres Eintreffens viel kälteren Gegenden ein, als die waren, aus denen sie kommen. In Nordamerika hat man zeigen können, daß die Vögel oft die langsam von Süden nach Norden über den Kontinent ziehende Frühlingswoge überholen, indem sie in immer kältere Zonen wandern, in denen erst nach ihnen der eigentliche Frühling eintrifft.

Windstärke und Windrichtung haben auf die Wanderung einen wichtigen Einfluß. Unsere nordischen Vögel nützen im Herbst unzweifelhaft die nordwestlichen Winde aus, die sie rasch nach Südwesten tragen. So hat man berechnet, daß ein Vogel von Norwegen aus bei einem typischen Zyklon in 24 Stunden um Großbritannien herum nach Südfrankreich gelangen kann. Beim Frühjahrzug spielen Südwinde eine wichtige Rolle. Man hat Störche und andere Vögel mit dem Südsturm das Mittelländische Meer kreuzen sehen. In Ungarn hat Herman gezeigt, daß Schwalben und zehn andere Vogelarten bei Depression und Südwind plötzlich eintrafen. So hat auch Häcker auf Grund der Beobachtungen der bayrischen ornithologischen Gesellschaft nachgewiesen, daß unsere Schwalben bei Föhn eintreffen.

Wollen wir uns eine Vorstellung von der allmählichen Entstehung des Wandertriebs und der Wanderwege bilden, so gehen wir am zweckmäßigsten von denjenigen Formen aus, welche jetzt noch ihr Wohngebiet ausbreiten.

Eine Vogelart, welche gegenwärtig ihr Verbreitungsgebiet vergrößert, ist z. B. der Girlitz. Dieser Vogel, welcher mit dem Kanarienvogel nahe verwandt ist und ihm auch ähnlich sieht, dringt in verschiedenen Gegenden von Deutschland nach Norden vor. So ist



△ Fundorte im Jahre 1860.
● Fundorte im Jahre 1870.
○ Isolierte Fundorte im Jahre 1886.
⁝⁝⁝ Verbreitung im Jahre 1886.
⁞⁞⁞ Verbreitung im Jahre 1898.

Abb. 430. Ausbreitung des europäischen Haussperlings über den nordamerikanischen Kontinent. Nach Palmer.

er im Rheintal bereits über Frankfurt hinaus vorgerückt. Er hat dabei auch sein Brutgebiet vergrößert, denn er bleibt auch während der Fortpflanzungszeit in den neu besiedelten Gegenden und nistet daselbst. So haben in England, wo man sie vor 20 Jahren noch nicht antraf, auch die Turteltaube und der Haubentaucher neuerdings zu brüten begonnen und sollen im Vordringen nach Norden begriffen sein. Auch die Stare breiten sich dort allmählich aus. Besonders auffallend ist das Besiedeln neuer Gebiete bei solchen Vögeln, welche irgendwo importiert werden, dort gut gedeihen und sich rasch vermehren. Man hat mit einer ganzen Reihe von Vögeln Erfahrungen in dieser Hinsicht gemacht. So sind Vögel aus verschiedenen Tropenländern in andere Tropengebiete eingeführt, und eine Anzahl von europäischen Vögeln ist in Amerika und Australien eingebürgert worden. Ein besonders charakteristisches Beispiel bietet unser gewöhnlicher Haussperling. Derselbe hat z. B. während des vorigen Jahrhunderts innerhalb weniger Jahrzehnte sich fast über den ganzen Kontinent von Nordamerika ausgebreitet, wie das durch die beistehende Karte illustriert wird (Abb. 430). Der Sperling ist in Amerika ebenso zur Landplage geworden, wie Star, Amsel, Grünling und Feldlerche in Neuseeland, wohin sie 1867 importiert wurden. In diesem Land wie in Tasmanien und einzelnen Teilen von Australien begann man bald wieder an die Ausrottung der massenhaft sich vermehrenden Vögel zu denken. Das gleiche gilt für die Mina (Acridotheres tristis), einen indischen Vogel, der sich z. B. in Mauritius ganz eingebürgert hat, in Hawai sehr verhaßt geworden ist. Teils verderben die Tiere mit ihren massenhaften Nestern die Anpflanzungen und Gärten, vor allem vertilgen sie sehr viel Obst und Feldfrüchte z. T. unter Abänderung ihrer Ernährungsinstinkte und werden so zu Schädlingen. Das Charakteristische bei der Ausbreitung solcher Vögel ist, daß sie das neubesiedelte Gebiet nicht nur besuchen, sondern daß sie von ihm dauernd Besitz ergreifen. Sie unterscheiden sich dadurch in auffallender Weise von den Strichvögeln. Dieselben gehen, wie wir oben schon gehört haben, bei ihren Wanderungen nur den Nahrungsvorräten nach. Die Orte, die sie bei der Nahrungssuche erreichen, werden ihnen nicht zur Heimat; sie verlassen sie ebenso leicht wieder, wie sie gekommen sind. Aber auch sie kehren in die Gegend ihres Heimatnestes, aus der sie der Hunger vertrieben hatte, von ihren kurzen Reisen zurück. Das dürfen wir wenigstens nach Beobachtungen an Meisen annehmen. Andere Strichvögel scheinen überhaupt keine dauernde Brutheimat zu haben.

So tritt uns denn der Herbstzug vieler Vogelarten auch in der Gegenwart noch als

eine in den Dimensionen stark vergrößerte Form des Streichens entgegen. Beim Aufbruch pflegen sich viele Vogelarten nicht übermäßig zu beeilen; viele fliegen in Etappen, indem sie zwischen größere Flugstrecken Rasten einlegen, die oft Tage, ja, selbst Wochen dauern können. So bleiben viele unserer osteuropäischen Vögel nach den Beobachtungen von Habizl noch wochenlang an der unteren Wolga, ehe sie nach Süden weiterziehen. Dort kommt z. B. der Turmfalk Mitte August an und bleibt bis Mitte September. Die Wildgänse, die Ende September ankommen, verweilen auch einen Monat. Solche Aufenthalte werden an Orten genommen, wo trotz der vorgerückten Jahreszeit noch reichlich Nahrung zu finden ist. Wir haben das früher schon bei einigen Vogelarten besprochen, so z. B. bei dem arktischen Goldregenpfeifer. Dessen Wandermethode hat uns auch gezeigt, daß das Fliegen nach Gegenden mit Nahrungsvorräten die Veranlassung sein kann, welche die Wanderrichtung oft sehr stark von der kürzesten Verbindungslinie zwischen Brutheimat und definitivem Winterquartier ablenkt.

Wir können in unserer eigenen Heimat jeden Winter Zugvögel beobachten, welche aus nordischen Gegenden zu uns kommen; die Nebelkrähen kommen oft im Winter bis weit nach Süddeutschland, wo sie sonst fehlen. In strengen Wintern ziehen aber auch hochnordische Vögel, besonders aus Skandinavien zu uns, es sind das vor allem Krammetsvögel, Rotdrossel, Wachholderdrossel (Turdus pilaris), Misteldrossel (Turdus viscivorus), Seidenschwanz u. a. Sie werden sehr viel in Sprenkeln gefangen und auf den Markt gebracht, daher wird immer sehr viel auf ihre Wanderbewegung geachtet. Solange sie sich bei uns aufhalten, benehmen sie sich vollkommen wie Strichvögel. Sie sind alle hauptsächlich Beerenfresser und fliegen daher von einer Hecke, einem Wäldchen, einer Allee zur andern, solange sie noch Vorrat an Beerenfrüchten finden. Gäste aus dem höchsten Norden sind Lerchenspornammer (Calcarius lapponicus) und Schneeammer (Plectrophanes nivalis). Vor allem die letztere wandert im Winter in ungeheuren Scharen im mittleren Rußland und Sibirien, aber auch in Skandinavien, bei uns, in Schottland und in Kanada südlich der Hudsonsbay ein. Birkenzeisig (Acanthis linaria) und Bergfink (Fringilla montifringilla) nebst einer ganzen Menge von Wat- und Schwimmvögeln treffen im Winter bei uns ein. Nicht alle Wintergäste sind der Art nach Fremdlinge bei uns. Eine ganze Anzahl unserer Standvögel erhalten Zuzug von Artgenossen aus dem hohen Norden, welche dort Zugvögel sind, so z. B. der große Brachvogel (Numenius arcuatus), der Mornellregenpfeifer (Charadrius morinellus) u. a. Ganz entsprechend benehmen sich auch diejenigen Vogelarten, die in manchen Jahren in großen Wanderzügen aus dem Osten, speziell aus Sibirien, zu uns kommen. Alle paar Jahre wandern große Mengen des sibirischen dünnschnäbligen Tannenhähers (Nucifraga caryocatactes macrorhynchus) in unsere Wälder, in denen sie sich meistens in kleinen Trupps umhertreiben. Mehrmals sind auch schon in den letzten Jahrzehnten sehr große Mengen des Steppenhuhnes (Syrrhaptes paradoxus) bei uns von Osten eingewandert. Alle diese Vögel gingen immer bei ihren Wanderungen den Nahrungsvorräten nach, welche unser Land ihnen zu bieten vermochte.

Das ist in besonders klarer Weise bei den gelegentlichen Masseneinwanderungen des Rosenstars (Pastor roseus) zutage getreten, der mehrmals direkt im Gefolge von Heuschreckenschwärmen aus seiner westasiatischen Heimat bis nach Westeuropa vordrang. Genau so verhalten sich unsere Zugvögel im südlichen Winterquartier. Auch sie sind dort Strichvögel und ziehen immer an diejenigen Orte, wo Nahrung in größerer Menge zu finden ist. Selten, und das nur bei bestimmten Arten, halten sie auch im Winterquartier paarweise zusammen, meist bilden sie kleine Trupps, wobei Männchen und

Weibchen, alte und junge Tiere durcheinander gemischt sind. So ziehen sie im Lande umher, ohne eine besondere Anhänglichkeit an eine bestimmte Gegend zu zeigen. Wir haben oben schon erwähnt, daß die Störche in großen Gesellschaften in Afrika auf der Nahrungssuche beobachtet worden sind, ebenso hat man im Innern dieses Kontinents Schwärme von Falken, Adlern und Weihen gesehen, welche den Heuschreckenschwärmen von Ort zu Ort folgten.

Noch niemals ist mit Sicherheit einer unserer Vögel im Winterquartier brütend angetroffen worden. Paarung, Nestbau, Eiablage und Brutgeschäft vollziehen sie nur in ihrer eigentlichen Heimat. Wie unsere vorhin erwähnten Wintergäste, so sind auch sie in ihrem tropischen Winterquartier nur Fremdlinge und benehmen sich als solche. Alle Angaben über das Brüten von unseren Zugvögeln in Afrika oder sonstwo im Winterquartier sind bisher unbestätigt geblieben und haben sich meist auf Verwechslung mit nahestehenden und ähnlich aussehenden Vögeln jener Gebiete zurückführen lassen.

Alle diese Tatsachen weisen uns also darauf hin, daß Nahrungsmangel die ursprüngliche Veranlassung zum Herbstzug der Vögel gewesen ist. Allerdings muß zugegeben werden, daß heutzutage Nahrungsmangel nicht die unmittelbare Veranlassung zum Aufbruch unserer Zugvögel sein kann. Viele von ihnen machen sich ja bereits zu einer Zeit auf die Reise, in welcher es bei uns noch einen Überfluß von geeigneter Nahrung für sie gibt. Die Störche, Segler, Pirole, Kuckucke, selbst die Schwalben fliegen zu einer Zeit nach dem Süden, in welcher bei uns vielfach die Entwicklung der Tiere, von welchen sie sich ernähren, auf dem Höhepunkt steht. Wir müssen also annehmen, daß die Tendenz zum herbstlichen Aufbruch bei solchen Tieren auf eine früher erworbene Eigentümlichkeit zurückzuführen ist. In allen neueren Hypothesen über die Entstehung des Vogelzuges spielt die Eiszeit eine Rolle, und es ist kaum zu leugnen, daß eine Periode, in welcher der größte Teil von Nordeuropa unter Eismassen begraben war, auf das Vogelleben den tiefgreifendsten Einfluß gehabt haben muß. In jenen unwirtlichen Gegenden konnten Vögel sehr vieler Arten unmöglich leben, geschweige denn brüten; das vorrückende Eis mußte diese Tiere verdrängen. So mag denn die Zuggewohnheit zunächst mehr die Form des Streichens gehabt haben, indem die Vögel Gegenden aufsuchten, in denen ihnen noch Nahrung zur Verfügung stand. Die Zusammendrängung der ganzen Vogelfauna des Nordens in einem relativ beschränkten Gürtel der Erde mußte die flugfähigeren Arten veranlassen, ihre Reise immer weiter nach Süden, in von anderen Wanderern noch unbesetzte Gebiete auszudehnen. Die Gewohnheit, nach Ablauf einer gewissen Periode die Reise nach Süden anzutreten, muß sich als Instinkt in den Vögeln allmählich ausgebildet haben, in ähnlicher Weise, wie wir auch sonst im Tierreich rhythmische Erscheinungen durch periodisch sich wiederholende Einwirkungen sich ausbilden sehen. Das Sinken der Temperatur im Herbst kann unmöglich als ausschlaggebender Faktor für den Antritt der Herbstreise betrachtet werden. Wir haben ja früher wohl gesehen, daß Wetter und Luftströmungen die Wanderung der Vögel stark beeinflussen; aber viele der früh abreisenden Vögel brechen bei schönstem, warmem Sommerwetter auf. Spätwanderer lassen sich oft durch früh eintretende Kälte nicht vertreiben. Wenn auch im großen und ganzen Wärme im Herbst die Abreise etwas hinausschiebt, Kälte dagegen sie beschleunigt, so gibt doch die Temperatur als solche nicht das Signal zum Aufbruch. Jene Formen, von denen wir früher hörten, daß sie auf Inseln mitten im Ozean brüten, zerstreuen sich nach Ablauf der Brutperiode nach allen Seiten über die weite Fläche des Meeres. Da es sich um Arten handelt, welche die Brutinseln zu allen Zeiten des Jahres aufsuchen, so kann es nicht ein Wechsel der Temperatur sein, der sie vertreibt, wir haben auch keinerlei Anhalts=

punkte, die uns zu einer derartigen Annahme berechtigten. In der augenscheinlichsten Weise ist es bei diesen Formen das Nahrungsbedürfnis, welches Alte und Junge nach Ablauf der Brutzeit auf das Meer hinaustreibt.

Bezeichnend für die Richtigkeit der Annahme, daß der Nahrungsmangel und die Gefahren des Winters es sind, welche unsere Zugvögel von hinnen treiben, ist die Tatsache, daß einige Vogelarten unter unseren Augen sich das Wandern abgewöhnen. Unsere Schwarzamsel, vor Mitte des vorigen Jahrhunderts noch allenthalben ein scheuer Vogel, hat sich neuerdings in der Nähe menschlicher Behausungen, in Dörfern und Städten enorm vermehrt. Im Zusammenhang damit hat sich eine Spaltung der Art in zwei Rassen angebahnt. Die „Waldamsel" lebt noch ebenso scheu wie einst die ganze Art einsam im Wald, meidet die Nähe des Menschen und wandert im Herbst nach Süden. Die „Stadtamsel" hat jegliche Angst vor dem Menschen verloren, lebt mitten in seinen Ansiedlungen, wird hie und da gleich dem Sperling zu einer Plage. Sie bleibt auch im Winter bei uns, den Schutz, die Fütterung und Pflege genießend, die ihr die wachsende Zivilisation zuteil werden läßt. So bleibt auch ein Teil unserer Buchfinken, Rotkehlchen, Bachstelzen, z. T. Singdrosseln, Girlitze bei uns, teils unter dem Schutz des Menschen, teils wenn die Gegend natürlicherweise besonders günstige Ernährungsbedingungen bietet.

Wir haben wiederholt zu erwähnen gehabt, daß die Daten, zu welchen die Vögel unseres Landes ins Winterquartier aufbrechen und zu welchen sie zurückkehren, bei den einzelnen Vogelarten sehr verschieden sind. Während Feldlerche, Star, Bachstelze, Kiebitz oft schon in der ersten oder zweiten Woche des Februar in Mitteleuropa eintreffen, sind Mistel- und Wachholderdrossel sowie die Hohltaube erst in der zweiten Februarhälfte zu hören. Die Ringeltaube dagegen erscheint im März und mit ihr gleichzeitig Baumpieper, Steinschmätzer Rohrammer, Girlitz, Stieglitz und Finkenarten. Ihre Ankunft sowie diejenige der Braunellen und Störche zieht sich bis in den April hinein, und dann kommen in der zweiten Aprilhälfte die Schwalben. Im Abstand nach diesen Frühlingsvögeln kommt nun eine Reihe von Spätlingen, die hauptsächlich zu den ausschließlichen Insektenfressern gehören, und von denen manche ein etwas fremdartiges Element in unserer Fauna darstellen. Es sind dies Kuckuck Wiedehopf, Pirol, Turteltaube, Segler, Ziegenmelker, aber auch Grasmücken, Nachtigall, Laubsänger, Würger, Wachtel und Wachtelkönig.

Beim Herbstzug verhalten sich die Vögel fast genau umgekehrt; die Mauersegler und Störche verlassen uns in Mitteleuropa als die ersten, oft schon Anfang August. Für die ostpreußischen Störche ist als Abflugsdatum etwa der 18. bis 20. August festgestellt worden. Kurz darauf wandern Kuckuck, Pirol, Turteltaube, Ziegenmelker, Laubvögel, Würger, Sprosser und Nachtigall, Wachtel und Wachtelkönig. Ende August bis Mitte September sind sie alle verschwunden, dann folgen ihnen Schwalben, Gartenrotschwanz, Ende September die Grasmücken, Baumpieper, Regenpfeifer, Kiebitz, Bachstelzen, Rotkehlchen, Hausrotschwanz, Sperber und Bussarde. Von Mitte Oktober bis Ende dieses Monats folgen Hohl- und Ringeltauben, Schnepfen, Bekassinen und Wildgänse. Bis zum November bleiben der Girlitz und Zitronenzeisig, zu welcher Zeit auch noch manche nordische Vögel, wie Saatkrähen, Wildgänse, Seeadler u. a., bei uns durchziehen.

Man sieht aus dieser allerdings sehr unvollständigen Zusammenstellung, daß vielfach die Vögel, welche zuletzt kommen, wie Segler, Ziegenmelker, Kuckuck, Pirol, Turteltaube und Storch, unser Gebiet auch zuerst wieder verlassen. Man hat dahinter eine Gesetzmäßigkeit besonderer Art gesucht. Einige Autoren nehmen an, das Gros unserer Zugvögel habe Europa schon vor der Eiszeit bewohnt, sei von ihr verdrängt worden und werde jetzt noch jedes

Jahr von der winterlichen Eiszeit zu flüchten veranlaßt. Die Anhänglichkeit an die alte Urheimat treibe sie zu möglichst früher Rückkehr, zu möglichst langem Verweilen bei uns. Jene andere Formen aber, die so spät kommen und so früh gehen, seien erst neue Einwanderer in unsere Zonen, die nur als Gäste zur Absolvierung ihres Brutgeschäftes, sozusagen als Sommerfrischler, zu uns kämen. Für diese Annahme spricht bis zu einem gewissen Grade die Tatsache, daß die betreffenden Arten in unserer Fauna ganz vereinzelte Vertreter in den Tropen artenreicher Gruppen sind. Sie haben also wohl ihre Urheimat in den Tropen. Andererseits muß man in Erwägung ziehen, daß zu ihnen ausgesprochene Ernährungsspezialisten gehören, die nur zu bestimmter Zeit die ihnen zusagende Nahrung bei uns finden können. Vielleicht haben sie sich noch nicht an die längeren Sommer der Gegenwart gewöhnt. Für die Lösung des Zugproblems ist die Unterscheidung dieser zwei Gruppen unwesentlich; denn beide folgen in der Gegenwart beim Aufbruch zur Reise denselben Gesetzen. Wichtig dagegen für die Abhängigkeit des Herbstzuges vom Nahrungsmangel ist der Umstand, daß alle Zugvögel sehr individuenreichen Arten angehören.

Ganz anders muß es sich mit den Bedingungen, welche den Frühlingszug auslösen, verhalten. Bei den geschlechtsreifen Tieren ist unzweifelhaft ein enger Zusammenhang zwischen der Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Wanderung nach Norden zu konstatieren. Vielfach haben die Zugvögel, ehe sie zur Rückreise in die Brutheimat aufbrechen, die Frühlingsmauser schon vollendet oder doch wenigstens begonnen; meist befinden sich bei ihnen die Geschlechtsorgane in beginnendem oder vollem Wachstum. Nun vollenden aber nicht alle unsere Vögel ihre Entwicklung bereits im ersten Jahre. Manche größeren Vogelformen kehren nach ihrer ersten Überwinterung in noch nicht geschlechtsreifem Zustande zu uns zurück. So ist es z. B. bekannt, daß die jungen Störche im ersten Jahre sich noch nicht paaren und noch nicht brüten. Vielmehr halten sie sich in kleinen Trupps zusammen, welche auch bei uns ein streichendes Leben führen. Es ist nun sehr interessant, daß diese noch nicht zur Brut fähigen jungen Tiere, soweit sie nicht von dem großen Schwarm mitgerissen, die Wanderung in die Brutheimat zurückgelegt haben, langsam und in vielen Etappen, offenbar unsicher und suchend, die Reise machen. So hat man z. B. junge Störche noch im Mai in Ägypten und Palästina gesehen, und auch bei anderen Vogelarten weisen Beobachtungen auf ähnliche Zusammenhänge hin. Ja manche Formen scheinen in nicht geschlechtsreifem Zustande die Rückreise in die Brutheimat gar nicht zu Ende zu führen, so Strandläufer usw.

Alte wie junge Vögel scheint aber eine merkwürdige Anhänglichkeit an die Brutheimat zu beherrschen. Ein ihnen tief eingepflanzter Trieb zwingt sie zu ihr hin. Es mag ja nicht so wunderbar erscheinen, daß die Vogelarten, deren Brüten auf Laysan wir früher beschrieben haben, in der unendlichen Einöde des Ozeans die wenigen Oasen wiederfinden, welche ihnen das Brutgeschäft durchzuführen erlauben. Die Albatrosse und Fregattvögel und all die anderen, die wir dort brüten sahen, sind ja gewaltige Flieger. Schon während ihres täglichen Lebens legen sie ungeheuere Strecken, die nach Tausenden von Kilometern messen, zurück. Bei diesen Flügen müssen sie ein riesig großes Gebiet mit seinen wenigen markanten geographischen Kennzeichen gut kennen lernen. Wenn nun gar in der Zeit der Fortpflanzung sich ihrer jene merkwürdige Unruhe bemächtigt, die wir als charakteristisches Merkmal dieser Periode bei der Mehrzahl aller Tierarten kennen gelernt haben, so muß die Chance sehr wachsen, daß sie bei ihren Kreuz- und Querzügen in die Nähe ihrer Brutheimat gelangen. Vor einigen Jahren haben amerikanische Ornithologen sehr ergebnisreiche Markierungsversuche mit Wasservögeln gemacht, welche auf den Tortugas, kleinen

Inseln, südlich von Florida nisten. 15 schwarze und Tölpelseeschwalben wurden von Dr. Watson von dem Inselchen Bird Key mitgenommen, mit Ringen markiert und in Intervallen auf der Reise nach Norden fliegen gelassen, erst einige in 35 km, dann in immer größeren Abständen, schließlich beim Cap Hatteras in 1400 km Entfernung. 13 von ihnen kehrten nach Bird Key zurück. Da keine der beiden Arten sonst nördlich von den Tortugas vorkommt, so ist nicht anzunehmen, daß eines der Exemplare den Weg schon gekannt habe; wir müssen vielmehr vermuten, daß sie bei Kreuz- und Querflügen allmählich auf bekannte Örtlichkeiten stießen. Die gleiche Tendenz, zur Brutheimat zurückzukehren, finden wir in ausgesprochenster Form bei unseren Störchen. Nicht nur die Alten kehren oft Jahr für Jahr zu ihrem alten Nest zurück; viele Beobachtungen an Störchen, welche durch irgendeine Verletzung oder ein sonstiges Merkmal kenntlich waren, sprechen hierfür. Neuerdings hat man durch Ringmarkierung einwandfrei festgestellt, daß auch die jungen Störche Jahr für Jahr in die unmittelbare Nachbarschaft ihres Brutnestes, in dem sie geboren sind, zurückkehren. Ja selbst bei antarktischen Pinguinen hat man in den letzten Jahren Feststellungen machen können, welche auf entsprechende Zusammenhänge hinweisen. Diese Vögel bauen ja keine Nester, es kann sie also kein Heimatsgefühl mit einem bestimmten Fleckchen Erde verbinden. Und doch haben die Naturforscher der zweiten französischen Südpolarexpedition unter Charcot Pinguine angetroffen und erlegt, welche fast genau an derselben Stelle von der ersten französischen Südpolarexpedition als junge Tiere markiert worden waren.

Der englische Ornithologe Newton hat für diese Anhänglichkeit an die Brutheimat einige sehr interessante historisch beglaubigte Tatsachen zusammengestellt, so z. B., daß ein bekanntes Wanderfalkennest auf dem Avasaxahügel in Finnland vom Jahr 1736 bis 1855 besetzt war. Ein Blaumeisennest in einem Tonkrug in einem Garten in Oxbridge in England war von 1779 bis 1888 alle Jahre von einem Brutpärchen bewohnt, wobei offenbar immer entweder eines der Eltern oder eines der Kinder die Kontinuität gewahrt hatte.

Die Anhänglichkeit an die Brutheimat hat sich für manche Vogelarten schon als verhängnisvoll erwiesen. Manche Vogelarten haben ein geographisch eng umgrenztes Wohngebiet. Das gilt natürlich besonders von den flugunfähigen Vögeln. Die fluglosen Riesenvögel von Neuseeland (Dinornis) und Madagaskar (Aepyornis), die Dronte von Réunion sind längst ausgestorben bzw. vom Menschen vernichtet. So ist auch der Riesenalk (Alca impennis), jener seltsame Vogel, der noch im Anfang des 19. Jahrhunderts auf den Faröerinseln in großen Mengen vorkam, seit dem Jahr 1833 dort vollkommen ausgerottet. Manche Arten, die unter ähnlichen Umständen leben, verdanken ihre Erhaltung bis auf den heutigen Tag nur dem Umstand, daß die von ihnen bewohnten Inseln so weit abseits vom menschlichen Verkehr liegen, so z. B. die fluglose Ralle von Laysan, die wir oben S. 534 erwähnten, oder der seltsame fluglose Kormoran (Phalacrocorax (Nannopterum) harrisi Rothsch.) der Galapagosinseln. Aber auch gut fliegende Vögel haben oft ein beschränktes Brutgebiet, von dem sie trotz aller Gefährdung nicht ablassen. Die Labradorente (Camptolaemus labradorius) war ehemals im östlichen Nordamerika kein seltener Vogel. Wenn sie auf dem Zug durchkam, erschien sie noch in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts in großen Mengen auf dem Geflügelmarkt in Neuyork. Seither ist sie gänzlich verschwunden, und trotz hoher ausgesetzter Preise und eigens unternommener Expeditionen kein Exemplar mehr bekannt geworden. Es wird vermutet, daß sie nur auf einer kleinen Insel der Hudsonbai brütete, wo sie wohl einmal im Brutgeschäft von einem Eskimostamm entdeckt und ausgerottet wurde. Eine ähnliche Gefahr kann einmal der Rosen-

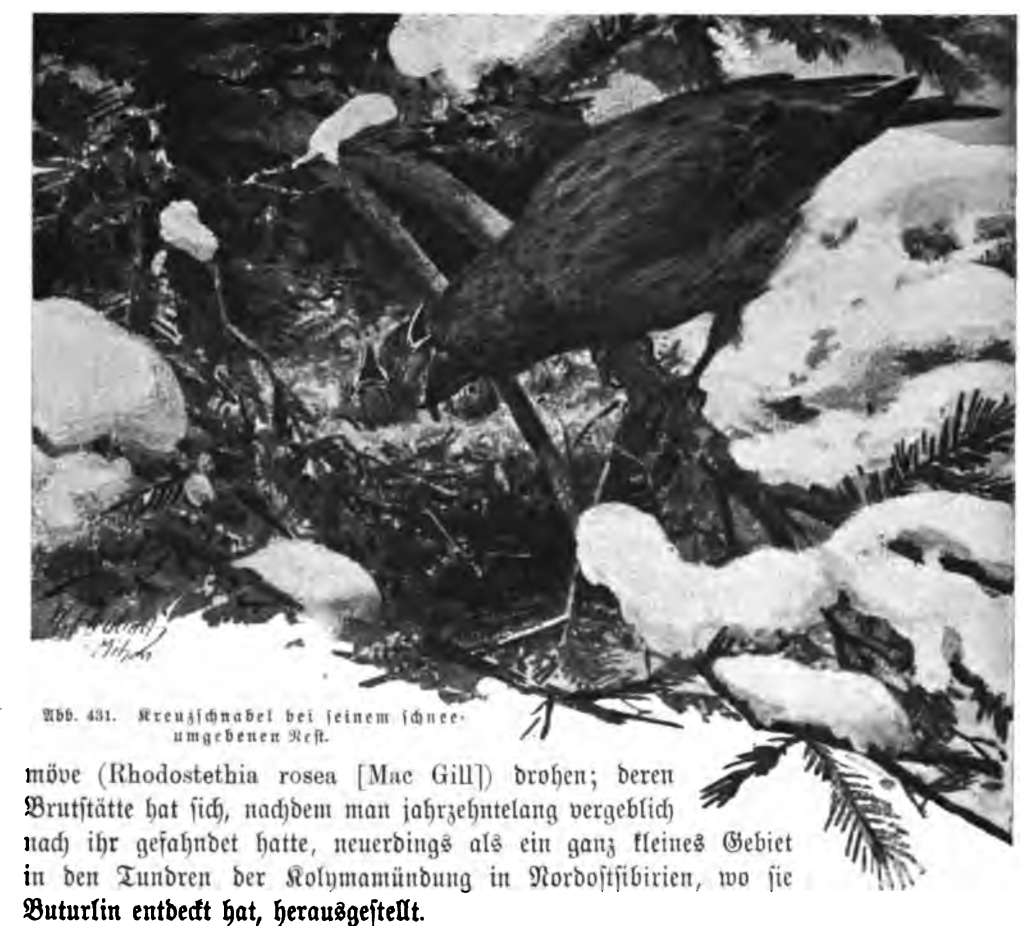


Abb. 431. Kreuzschnabel bei seinem schneeumgebenen Nest.

möve (Rhodostethia rosea [Mac Gill]) drohen; deren Brutstätte hat sich, nachdem man jahrzehntelang vergeblich nach ihr gefahndet hatte, neuerdings als ein ganz kleines Gebiet in den Tundren der Kolymamündung in Nordostsibirien, wo sie Buturlin entdeckt hat, herausgestellt.

Zu dieser ihrer Brutheimat treibt es im Frühling die Zugvögel mit geheimnisvoller Kraft; die Reise dorthin geht oft viel rascher, sehr häufig auf direkteren Wegen vor sich als der Herbstzug. Wie ist es aber möglich, daß die Vögel wirklich ihre Brutheimat mit solcher Sicherheit wiederfinden?

Was sie erregt und in Bewegung setzt, davon können wir uns, nachdem wir alle die merkwürdigen Gewohnheiten der Brunstzeit kennen gelernt haben, schon eine Vorstellung machen. Wichtig ist in diesem Zusammenhang, daß die mitten im Winter brütenden Kreuzschnäbel zur Brutzeit auch von einer auffallenden Unruhe ergriffen werden, die sie zu kürzeren oder längeren Wanderungen treibt. Was die Zugvögel allerdings veranlaßt, von vornherein die im allgemeinen richtige Richtung einzuschlagen, das ist sehr schwer zu sagen.

Wir wissen zwar, daß die Vögel im allgemeinen ein sehr scharfes und weitsichtiges Auge haben; sie entdecken auf weite Entfernungen ihre Beute, stürzen in gerader Linie auf dieselbe los und fliegen aus großem Abstand ohne Umwege zu ihrem Nest. Auch vermögen sie sich ausgezeichnet nach geographischen Merkmalen der Landschaft zu orientieren. Versuche, welche z. B. Exner mit Brieftauben gemacht hat, haben gezeigt, daß dieselben den Weg nach Wien, der ihnen durch einen Bergzug versperrt und noch unbekannt war, dadurch auffanden, daß sie hoch in die Luft flogen und sich nach dem ihnen dann sichtbar werdenden Flußlauf der Donau richteten. Wie die Brieftauben bei Nebel und schlechtem unsichtigen Wetter die Orientierung verlieren und meist den Flug unterbrechen, so sahen wir auch die

Zugvögel unter entsprechenden Umständen handeln. Sie brauchen also ihre Augen zur Orientierung. Von größter Bedeutung ist ferner ihr vorzügliches Ortsgedächtnis. Wir haben schon wiederholt Beweise für das ausgezeichnete Gedächtnis der Vögel für auf sinnlichen Eindrücken beruhende Erfahrungen angeführt. Die Brieftaubendressur ist ein sehr eindrucksvoller Beweis für die Wirkung des Ortsgedächtnisses auf den Flug der Vögel nach einem bestimmten Ziel. Man züchtet Brieftauben, indem man immer wieder Individuen zur Zucht auswählt, welche sich durch Schnelligkeit des Flugs und Sicherheit der Orientierung auszeichnen. Zur speziellen Leistung wird jedes einzelne Tier dressiert, indem man es in Etappen immer weiter von seinem Heimatstall auffliegen läßt. Man bringt es zuerst in eine Entfernung von wenigen Kilometern vom Stall und läßt es heimfliegen; dann steigert man die Entfernung und schließlich fliegt eine solche Taube von Hamburg nach München, von Chicago nach Neuyork usw. Dabei haben die Taubenzüchter immer mit großen Verlusten zu rechnen; denn nicht alle Tauben sind von der gleichen Sicherheit im Auffinden des Heimwegs. Viele gehen unterwegs zugrunde oder geraten in einen fremden Schlag; sie werden von Raubvögeln gefangen, verhungern, verdursten, verirren sich. Vielleicht dürfen wir auch mit der Annahme S. Exners rechnen, welcher auf Grund der Erfahrungen mit Brieftauben schloß, daß unbewußte Erinnerungen an durch das statische Organ, das Labyrinth, aufgenommene Bewegungseindrücke im Gehirn gespeichert werden. Auf geeignete Reize können diese Erinnerungen sozusagen zu einer Abwicklung der Bewegungen in umgekehrter Reihenfolge und damit bei nicht allzugroßen Distanzen zu automatischer Rückkehr zum Abflugsort führen.

Sicher spielt das Orientierungsvermögen und das Ortsgedächtnis beim Zug der Vögel eine wesentliche Rolle Die alten Vögel reisen schneller und auf direkteren Wegen als die jungen. Erfahrene Individuen werden den übrigen Zuggenossen als Führer dienen. Die Geselligkeit so vieler Zugvögel gibt ihnen einen großen Vorteil vor den allein fliegenden Brieftauben. Viele Augen sehen mehr als zwei, und viele Gehirne mögen die zahlreichen Gedächtniseindrücke der langen Reise besser aufzuzeichnen als eines.

Es scheint, daß bei vielen Vögeln alte und junge Tiere gemeinsam die große Reise antreten, so daß die alten, erfahrenen, kenntnisreichen Individuen die Führung übernehmen können. Sehr gute Beobachter, wie Eagle Clark, haben festgestellt, daß z. B. bei den Schwalben stets einige alte Tiere die großen Flüge der jungen begleiten. Dafür spricht auch folgende Tatsache: Im Jahre 1905 war in Deutschland infolge der sehr schlechten Witterung des August und September die zweite Schwalbenbrut sehr verspätet. Als die alten Schwalben mit den Jungen der ersten Brut nach dem Süden abflogen, waren jene der zweiten Brut noch nicht so kräftig und fluggewandt, um mit zu fliegen. Sie irrten gleichsam als Strichvögel z. B. im Rheintal noch Mitte November umher, traten die große Reise nicht an und kamen alle um. Nach Heinroth ziehen junge Graugänse, deren Eltern die Flügel gestutzt bekamen, im Herbst nicht fort, sondern bleiben nach unruhigen Flügen den Winter über bei jenen auf dem Teich. Aber ebenso gute Beobachter geben an, daß bei sehr vielen Zugvögeln die jungen Tiere früher wandern als die alten, und zwar allein, ohne Führer. Die jungen Kuckucke und rotrückigen Würger sollen ihren Weg nach Afrika ganz allein finden. Es sollen gerade die ältesten Tiere, die alten, ausgefärbten Männchen, viel später wandern als alle anderen Angehörigen der Art. Umgekehrt kommen z. B. bei den Singvögeln die Männchen im Brutgebiet regelmäßig ein paar Tage vor den Weibchen an. Es ist dies wohl sehr schwer festzustellen, aber wir können es zunächst annehmen.

Denn ohnehin reichen die bisher angeführten Erklärungsgründe wohl kaum hin, um

das Problem des Vogelzugs vollkommen zu klären. Wohl dürfen wir annehmen, daß Nahrungssuche den Herbstzug veranlaßt, daß nahrungsreiche Gegenden seine Richtung beeinflussen, daß besonders in den höheren Regionen herrschende Windrichtungen ihn beschleunigen und die Vögel ihrem Ziel entgegenführen; auch dürfen wir vermuten, daß periodisch der Trieb, der Instinkt zur Reise sich einstellt. Dies bestätigt uns schon die Unruhe, welche sich zur Zugzeit der Käfigvögel bemächtigt, wenn sie Zugvögel sind. Ferner sind wir zu der Annahme berechtigt, daß beim Frühjahrszug die Entwicklung der Geschlechtsorgane das erste Signal zur Aufbruchsbereitschaft gibt. Orientierungsgabe und Gedächtnis leiten die Vögel auf beiden Wegen, besonders auf dem Rückweg, wenn sie in die Nachbarschaft der Heimat gelangen. Auch beim Heimweg helfen ihnen günstige Winde.

Aber all dies genügt wohl kaum, um die Sicherheit zu erklären, mit der die Vögel die richtige Richtung einschlagen und sie dauernd beibehalten. Vielleicht verhalten sich die einzelnen Vogelarten verschieden, indem diejenigen, bei welchen die Jungen ohne Führer fliegen, den Weg mehr in Etappen zurücklegen und so von einer Futterbasis zur anderen gelangen, während die Arten mit langem, ununterbrochenem Dauerflug die Führerschaft alter erfahrener Vögel nicht entbehren können. Darauf weist die Tatsache hin, daß die jungen Vögel viel unsicherer und vielfach auf Umwegen reisen; ferner fliegen bei Arten, deren Hauptroute eine starke Abkürzung des Gesamtweges darstellt, nicht alle Individuen auf der kürzesten Route.

Vielleicht müssen wir uns beim Versuch einer Erklärung des Vogelzugs auch an die Wanderungen der anderen Tierarten erinnern. Wir sehen, daß deren bestimmt gerichtete Wanderungen vielfach nicht auf Sinneswahrnehmungen in Gemeinschaft mit Ortsgedächtnis beruhen können. Die Wanderungen der wirbellosen Meerestiere, der Insekten sind meist keine Wiederholung eines schon einmal zurückgelegten Wegs. Chemische und physikalische Besonderheiten des Mediums lenken da die Tiere zwangsweise auf den richtigen Weg. Ähnliches müssen wir bei den Fischen annehmen. Temperatur oder Salzgehalt des Wassers dirigieren die Aale und ihre Larven, die Schollen, Heringe, Lachse auf ihrer Fahrt. Zwar kommen bei diesen höheren Tieren noch Wahrnehmungen und Ortsgedächtsnis als weitere Hilfsmittel bei den Einzelvorgängen der Wanderung in Betracht. Das ist bei den Vögeln in noch beträchtlicherem Maß der Fall. Aber dem ganzen Wanderphänomen scheint doch ein zwingender Einfluß von der Art der Tropismen zugrunde zu liegen, ein Zwang, der ohne Mitwirkung höherer psychischer Funktionen die Tiere in einer bestimmten Richtung, einem bestimmten Potentialgefälle entsprechend, zu wandern veranlaßt. Alle neueren Erfahrungen sprechen dafür, daß die barometrischen Maxima und Minima in einem wichtigen Zusammenhang mit den Erscheinungen des Vogelzugs stehen. Vorstöße der Maxima im Herbst von Norden und Nordosten gegen Mittel- und Südeuropa beeinflussen die Flugrichtung unserer Vögel beim Flug in die Tropen; umgekehrt bewegen sich die Maxima im Frühling vom Atlantischen Ozean und über das Mittelmeer auf denselben Wegen, welche auch die Vögel fliegen. Weitere exakte Beobachtungen werden sicherlich die Rätsel des Vogelzugs auf uns schon bekannte Faktoren zurückführen; deren Kombination ist das wunderbare, den Menschengeist auf äußerste fesselnde am Problem des Vogelzugs.

6. Kapitel.

D. Versorgung der Nachkommenschaft.

1. Die Eier, ihre Hüllen und äußeren Anpassungen.

Das Ergebnis der geschlechtlichen Vorgänge sind befruchtete Eier, aus denen sich im Laufe einer kürzeren oder längeren Zeit die jungen Tiere entwickeln. Eier sowie Entwicklungsstadien sind nun in einem viel höheren Maße gefährdet als die erwachsenen Tiere. Tausend Gefahren drohen ihnen, und damit wenigstens ein kleiner Teil der von einem Pärchen produzierten befruchteten Eier sich zu erwachsenen Vertretern der betreffenden Art entwickeln kann, müssen viele besondere Einrichtungen getroffen sein. So kann es uns nun nicht wundern, daß wir in den verschiedenen Gruppen des Tierreichs eine Fülle von eigenartigen Methoden kennen lernen, mit deren Hilfe die Entwicklung der Nachkommenschaft mehr oder minder vollkommen gesichert ist.

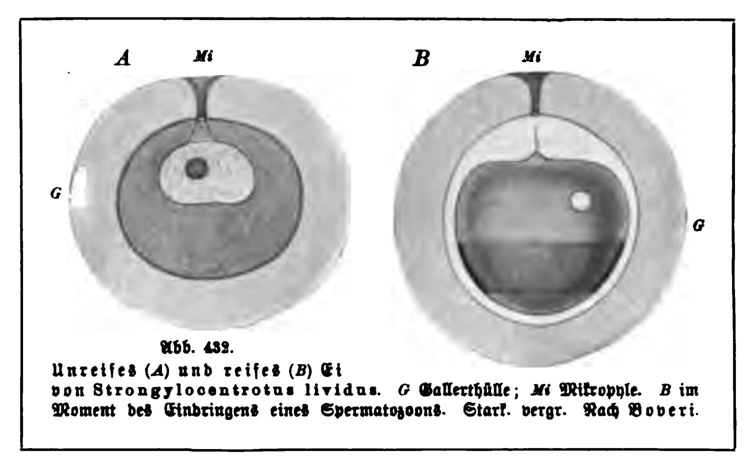
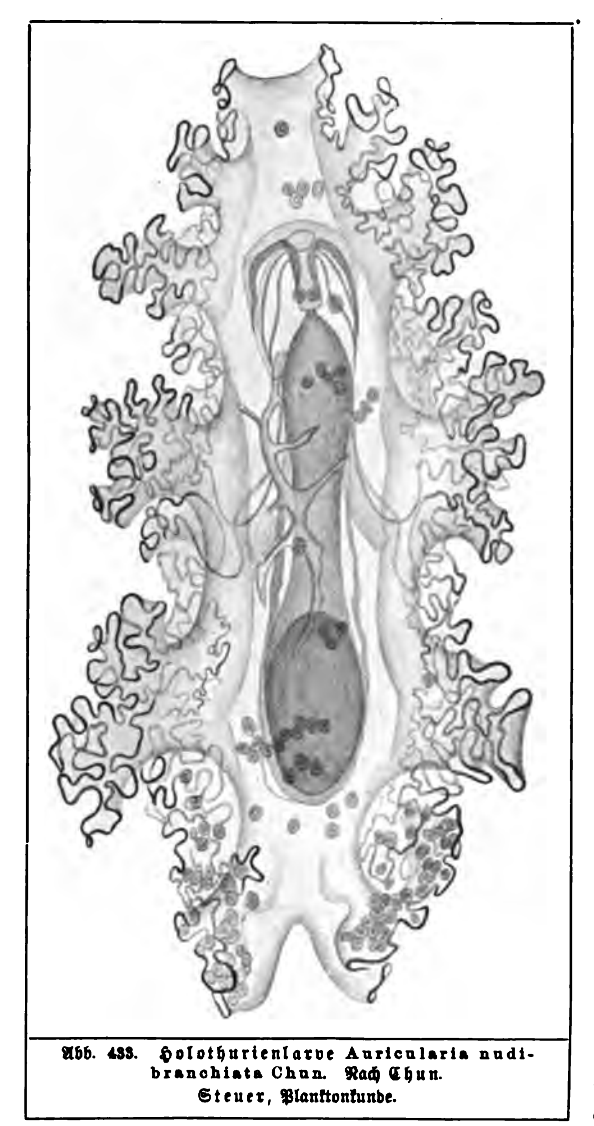


Abb. 432. Unreifes (*A*) und reifes (*B*) Ei von Strongylocentrotus lividus. *G* Gallerthülle; *Mi* Mikropyle. *B* im Moment des Eindringens eines Spermatozoons. Stark. vergr. Nach Boveri.

Wie die erwachsenen Tiere so bedürfen auch die Entwicklungsstadien vor allem der Nahrung und des Schutzes. Weiterhin müssen viele von ihnen mit besonderen Hilfsmitteln versehen sein, welche für die bei den jugendlichen Stadien besonders leicht zu bewerkstelligende Verbreitung der Art über das für sie geeignete Areal sorgen.

Bei jenen Tieren, bei welchen, wie wir früher gehört haben, die Befruchtung der Eier außerhalb des mütterlichen Körpers erfolgt, finden wir diese drei Erfordernisse in einer Weise erfüllt, die uns die geeignete Grundlage für unsere Betrachtungen geben. Am besten gehen wir von Verhältnissen aus, wie sie bei der Mehrzahl der Echinodermen, also bei den Seeigeln, Seesternen und Holothurien der Küstenregion vorkommen. Wir haben schon früher gehört, daß diese Tiere Eier und Sperma einfach ins Wasser entleeren, und daß dort die Befruchtung stattfindet. Die Eier sind verhältnismäßig klein, werden aber in ungeheuren Mengen von einem Weibchen hervorgebracht. Jedes Seeigelweibchen produziert im Jahre Millionen von Eiern. Das Ei ist planktonisch, d. h. infolge seines geringen spezifischen Gewichts schwebt es im Wasser und wird von dessen Strömungen mitgetragen. Die einfachste und verbreitetste Methode für die Ernährung der Brut vorzusorgen, ist die Mitgabe von im Ei enthaltenen Nahrungssubstanzen, dem sogenannten Dotter. In den Seeigeleiern ist in feiner Verteilung durch das ganze Eiplasma allerdings Dottersubstanz vorhanden, aber nur in ganz geringer Quantität. Sie reicht nur aus, um den Energieaufwand während der ersten Entwicklungsschritte zu bestreiten. So sehen wir denn hier — und dies ist für alle außerhalb des Mutterkörpers sich entwickelnden dotterarmen Eier charakteristisch — nach kurzer Entwicklungszeit ein Stadium des Tieres sich ausbilden, das schon zu selbständiger Ernäh-


Abb. 433. Holothurienlarve Auricularia nudibranchiata Chun. Nach Chun. Steuer, Planktonkunde.

rung imstande ist. Es bildet sich ein sogenanntes Larvenstadium, welches in die Entwicklung eingeschaltet und oft mit allen möglichen Anpassungen spezieller Art versehen ist. Eine solche Larve lebt, ernährt sich und verteidigt sich eventuell mit besonderen Organen und Hilfsmitteln, die oft sehr von denjenigen des erwachsenen Tieres abweichen können. Die Larve eines Seeigels z. B., der sogenannte Pluteus, ist ein pyramidenförmiges Gebilde mit eigenartigen Fortsätzen, welche ihm das Schweben im Meerwasser erleichtern, mit einem besonderen Skelettsystem, mit Zonen von Wimpern, die als Bewegungsorgane dienen, und einem embryonalen Darmsystem, das zu selbständiger Nahrungsaufnahme befähigt ist. Sehr abweichend vom fertig ausgebildeten Tier ist auch der Bau der Holothurienlarven, wie Abb. 433 erkennen läßt. Es kann uns nicht verwundern, daß Larvenstadien, die bei allen möglichen Tiergruppen vorkommen, oft für selbständige Tierarten gehalten und als solche beschrieben worden sind, bis man erkannte, daß sie vor dem Eintritt der Fortpflanzungsfähigkeit eine Verwandlung durchmachen. Bei einer solchen Verwandlung oder Metamorphose gehen oft tiefgreifende Veränderungen in der gesamten Organisation der Larven vor sich.

Die Befruchtung außerhalb des mütterlichen Körpers findet außer bei den Echinodermen bei vielen Coelenteraten, Würmern, niederen Mollusken, Manteltieren und unter den Wirbeltieren bei Knochenfischen und Froschlurchen statt. Nicht alle diese Formen weisen in ihrer Entwicklungsgeschichte ein Larvenstadium auf, denn nicht selten sind bei ihnen die Eier vom Mutterkörper schon mit reichlicher Dottersubstanz und allen möglichen schützenden Einrichtungen versehen worden. Im ersten Band auf Seite 455 ff. sind die Bauverhältnisse solcher Eier bereits erörtert worden. Es wurde dort dargelegt, daß vor allen Dingen schützende Hüllen, welche das Ei während seiner ersten Entwicklungsstadien oft bis zum Ausschlüpfen des jungen Tieres umschließen, vom Muttertier produziert werden. Wie solche Hüllen erzeugt werden, wie sie gebaut sind, welche Organe des Muttertieres zu ihrer Bereitung dienen, wurde dort schon besprochen. Hier sei nur noch auf die besonderen Beziehungen, welche diese akzessorischen Hilfsapparate des Eies zur Umwelt des Tieres besitzen, hingewiesen. Sehr verbreitet sind Eischalen, welche mit ihrer Härte das Ei vor mechanischen



Abb. 434. Pelagisches Ei eines Scomberesociden. Nach Lohmann. Aus Steuer, Planktonkunde.

Abb. 435. Eikapsel und Embryo des Haies Cestracion japonicus Dum. Der Embryo und sein Dottersack sind durch ein in die Eikapsel geschnittenes Fenster sichtbar. Nat. Höhe der Eikapsel 16—20 cm. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Abb. 436. Laich von Phryganea grandis. Nat. Größe. Nach Wesenberg-Lund.

Abb. 437. Laichband von Epitheca bimaculata, einer Libelle, auf einem Zweig von Elodea ausgebreitet. Nach Heymons. Aus Wesenberg-Lund.

Abb. 438. Teil einer langen Schnur von Eikapseln einer marinen Schnecke von Jamaika. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

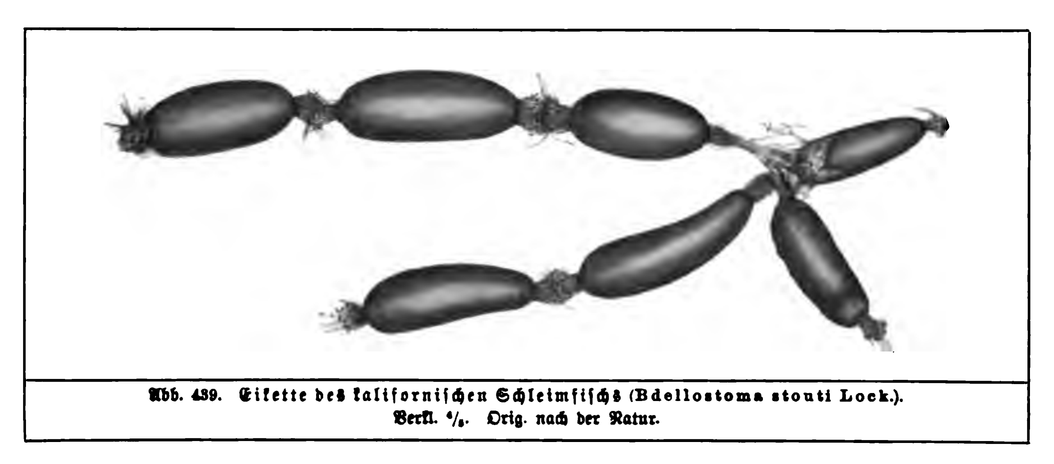


Abb. 439. Eikette des kalifornischen Schleimfischs (Bdellostoma stouti Lock.). Verkl. $^4/_5$. Orig. nach der Natur.

Insulten beschützen und es zum Teil auch vor Austrocknung bewahren. Solche Schalenbildungen kommen hauptsächlich bei Tieren mit innerer Befruchtung vor. Daher sind die Schalen entweder wie bei den Insekten mit einer Durchtrittsöffnung für den Samen, der sogenannten Mikropyle, versehen, oder die Befruchtung findet vor der Abscheidung der Eischale statt, wie bei den Haien und Vögeln. Die Eischalen sind oft sehr hart und fest und können durch Stachelbildung für besondere Zwecke geeignet sein. So finden wir bei den Eiern des Wurmes Mermis und bei den Eiern der Rädertierchen, auch bei pelagischen Fischeiern (Abb. 434) merkwürdige faden- oder dornenartige Fortsätze, die entweder dazu dienen mögen, die Eier im Wasser schwebend zu verbreiten oder ihr Festhaften an anderen Tieren ermöglichen. Solche Haftvorrichtungen befinden sich z. B. auch an den hartschaligen Eiern der Schleimfische Myxine und Bdellostoma (Abb. 439). Hier dienen sie dazu, die Eier in Ketten zu vereinigen und in einem Klumpen zusammenzuhalten. Fortsätze an der Eischale der Insekteneier mögen oft ähnlichen Zwecken dienen. Wir werden durch sie oft an die Fortsätze erinnert, welche sich in der Hülle der Gemmulae von Süßwasserschwämmen oder der Statoblasten von Moostierchen finden. Vor allen Dingen ist aber die Hülle des Eies ein Schutzmittel, und so läßt außer Härte, Festigkeit und Stachelbildung auch die Färbung der Eier bzw. ihrer Schalen oft auf eine biologische Bedeutung schließen. Wir haben auf Seite 383 bereits die Färbung mancher Insekten- und Vogeleier und ihre Bedeutung als Schutzanpassung besprochen.

Einen ebenso wirksamen Schutz wie die festen Schalen bieten übrigens die **Gallerthüllen**, welche bei vielen Eiern von Würmern, Weichtieren, Insekten, Fischen und Amphibien vorkommen. Sie halten nicht nur viele Tiere vom Angriff auf die Eier ab, sondern bewahren dieselben auch vor Austrocknung. Die Gallerten dienen oft dazu, die Eier an bestimmten Unterlagen festzuhalten oder ihnen Schwebfähigkeit zu verleihen, so daß sie bei Wassertieren in bestimmten Horizonten des Wassers dauernd treiben können.

Schützende Hüllen umgeben vielfach nicht jedes einzelne Ei für sich, sondern oft wird eine größere Anzahl von Eiern in eine einheitliche Hülle eingeschlossen, welche ihnen allen gleichzeitig Schutz vor mechanischen Beschädigungen, Austrocknung usw. gewährt. So entstehen Eierschnüre, Eipakete und vor allem Eierkokons. Sie kommen oft bei den nächsten Verwandten von Tieren vor, welche ihre Eier einzeln legen; so gibt es Trichopteren (Abb. 436), Libellen (Abb. 437) und Chironomiden, welche ihre Eier in eigenartig geformten, gallertumhüllten Paketen ablegen. Viele Schnecken produzieren Laichbänder oder, wie viele marine Formen Eikapseln, von oft seltsamer Gestalt, deren jede mehrere Eier ein-



Abb. 440. Sepia des Mittelmeers (Sepia officinalis L.) beim Ablegen und Ankleben ihrer Eier beschäftigt.
Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

schließt, und welche oft in großen Massen nebeneinander abgelegt werden (Abb. 438). Sehr charakteristisch sind die spindelförmigen aus Gallerte bestehenden, mit einem Stiel angehefteten Laichstränge der Tintenfische aus der Gattung Loligo, welche in ganzen Büscheln abgelegt werden und deren jeder 15—20 cm lang sein kann. Sepia dagegen (Abb. 440) legt seine von einer harten, zähen, zitronenförmigen Kapsel umhüllten Eier einzeln ab und klebt sie mit einem ringförmigen Gürtel an Gegenstände unter dem Wasser an.

Auch bei Landtieren kommen Eierpakete und Kokons vor; so z. B. bei Geradflüglern, Fliegen (Abb. 441) und vor allem bei Spinnen. Die Küchenschabe legt kleine kissenförmige Kokons ab; diejenigen der Gottesanbeterin, welche an der Unterseite von Steinen angeklebt



Abb. 441. Eierpaket von Tabanus quatuornotatus Meig.
Vergr. ca. 20 mal.
Nach Lecaillon.
Aus Wesenberg-Lund.



Abb. 442. Kokon von Mantis religiosa L., der Gottesanbeterin, an der Unterseite eines Steines angeklebt.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

werden (vgl. Abb. 350 S. 394 und Abb. 442), bestehen aus einer erstarrten, schaumähnlichen Substanz, welche den Inhalt vor Austrocknung schützt. Fast alle Spinnen legen ihre Eier in Paketen ab, welche sie in Gespinst sorgfältig einwickeln. Diese Pakete, welche eine große Anzahl von Eiern (600—2000 bei Epeira) enthalten, werden von den Muttertieren teils sorgsam verborgen, teils in ihren Bauten angebracht, teils, wie bei den Wolfsspinnen, auf allen Wanderungen mitgeschleppt. Über die Spinntätigkeit bei der Verfertigung des Kokons vgl. S. 170ff. Eine Spinne pflegt zuerst ein kleines Gespinst anzufertigen, auf dies die Eier abzulegen und dann das ganze Paket mit der Kokonhülle zu umspinnen (Abb. 454 S. 567).

In ähnlicher Weise wie die Eier werden bei niederen Tieren vielfach auch die ungeschlechtlichen Vermehrungsstadien versorgt (vgl. Gemmulae, Statoblasten usw.).

In einer ganz besonderen Weise wird bei den marinen Hydroidpolypen der mütterliche

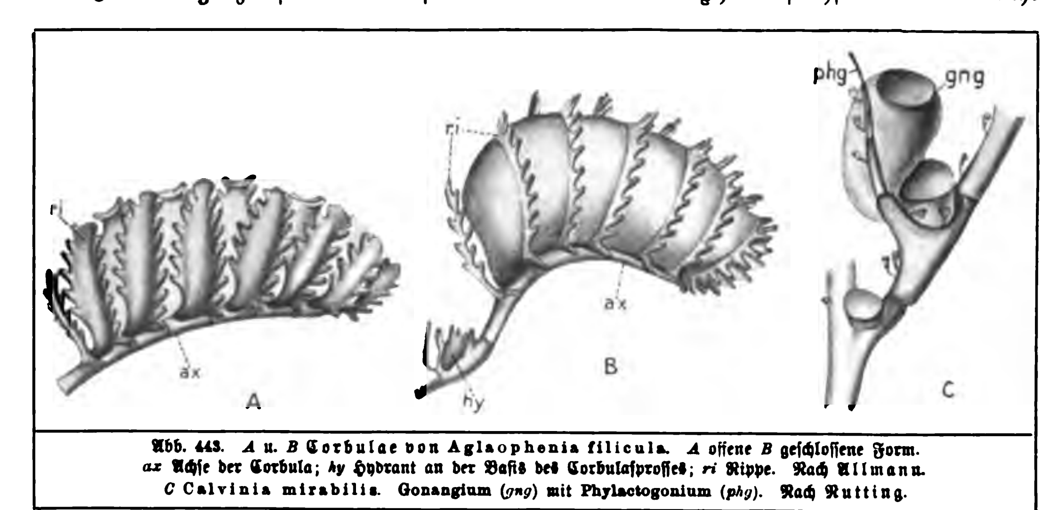


Abb. 443. *A* u. *B* Corbulae von Aglaophenia filicula. *A* offene *B* geschlossene Form. *ax* Achse der Corbula; *hy* Hydrant an der Basis des Corbulasprosses; *ri* Rippe. Nach Allmann. *C* Calvinia mirabilis. Gonangium (*gng*) mit Phylactogonium (*phg*). Nach Nutting.

Körper zum Schutz der Eier bzw. der sich entwickelnden Nachkommenschaft umgebildet. Wie die gewöhnlichen vegetativen Polypen so sind auch die Geschlechtsindividuen, die Gonophoren, vielfach durch besondere Schutzhüllen gesichert. Am auffallendsten werden solche Hüllbildungen, wenn sie nicht nur ein Geschlechtsindividuum, sondern deren eine größere Anzahl einschließen; das ist der Fall bei den „Corbulae“ der Aglaophenien. Ein solches „Körbchen“ besteht aus einer Reihe von blattförmigen Rippen, welche von einem Ast des Hydroidenstöckchens entspringen, sich nach oben über die Geschlechtsindividuen klappen und entweder seitlich voneinander getrennt bleiben (offene Corbulae Abb. 443 A) oder miteinander verwachsen (geschlossene Corbulae Abb. 443 B); die Ränder der einzelnen Rippen sind mit je zwei Reihen von Nematophoren besetzt, jenen schon früher von uns erwähnten Wehreinrichtungen der Polypenstöcke.

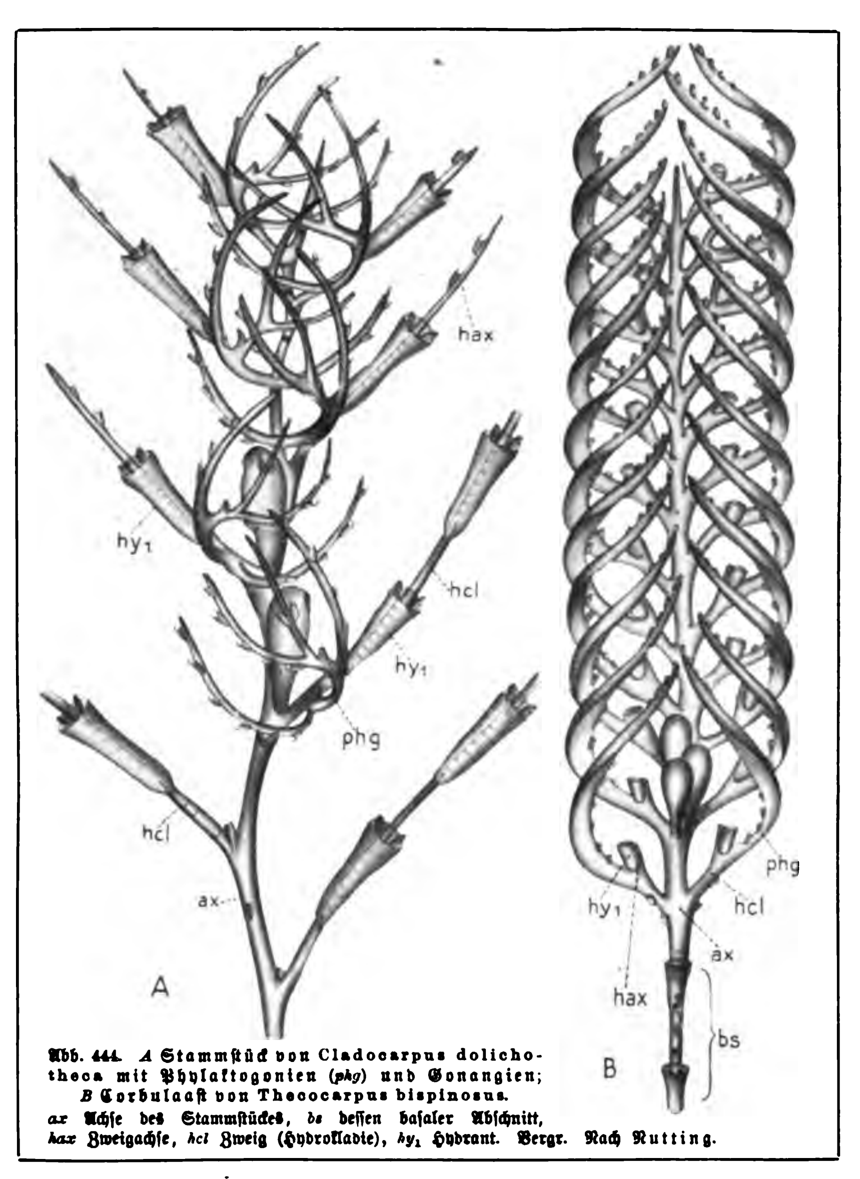


Abb. 444. *A* Stammstück von Cladocarpus dolichotheca mit Phylaktogonien (*phg*) und Gonangien; *B* Corbulaast von Thecocarpus bispinosus. *ax* Achse des Stammstückes, *bs* dessen basaler Abschnitt, *hax* Zweigachse, *hcl* Zweig (Hydrokladie), hy_1 Hydrant. Vergr. Nach Nutting.

Mit Nematophoren besetzte Ästchen (Phylaktogonien) stehen oft als Schutzwehr neben den die Geschlechtsindividuen einschließenden Gonangien der Plumulariden, so bei Calvinia mirabilis Abb. 443 C. Ja bei manchen Formen bilden solche Nematophorenträger ein schützendes Gitter um die Gonangien (vgl. Cladocarpus dolichothera Abb. 444 A), welches in seinem regelmäßigen Aufbau, wie bei Thecocarpus bispinosus Abb. 444 B sich geradezu im Bau schon einer Aglaopheniencorbula nähert.

Bei manchen Hydroidpolypen sind die Gonangien an bestimmten Stellen des Stockes

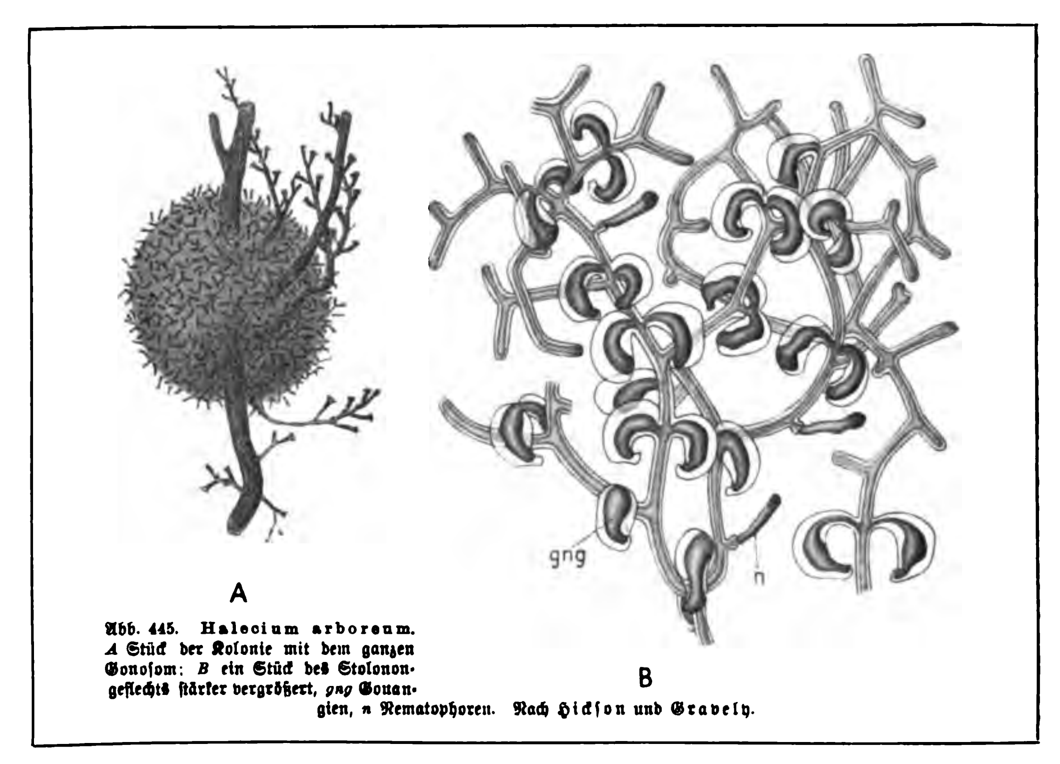


Abb. 445. **Halecium arboreum.** *A* Stück der Kolonie mit dem ganzen Gonosom; *B* ein Stück des Stolonongeflechts stärker vergrößert, *gng* Gonangien, *n* Nematophoren. Nach Hickson und Gravely.

zu Gonangienständen zusammengedrängt. Diese sind in manchen Fällen von einem Gewirre von „Schutzsprossen“ umhüllt. Bei Halecium arboreum (Abb. 445 A und B) bilden die reichlich sich verästelnden Sprosse des Gonangienstandes, welche selbst Gonangien und Nematophoren tragen, einen eigentümlichen kugligen oder ovalen Körper, der geradezu an eine Rosengalle erinnert. Bei den Lafoëiden stehen in einem Gonangienstand viele tubenförmige Gonangien beider Geschlechter wie Palisfaden dicht nebeneinander, während zwischen ihnen lange, schlauchförmige Wehrpolypen hervorragen, welche über dem ganzen Gonangienstand eine schützende Umhüllung bilden (Abb. 446).

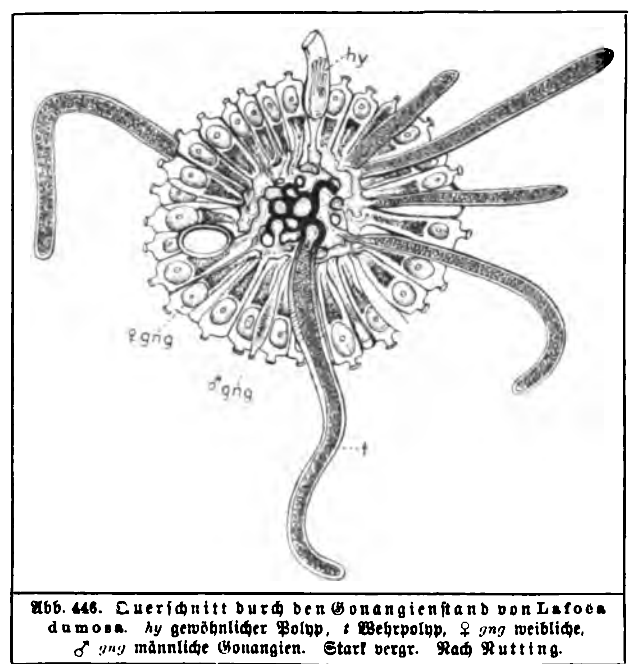


Abb. 446. Querschnitt durch den Gonangienstand von **Lafoea dumosa.** *hy* gewöhnlicher Polyp, *t* Wehrpolyp, ♀ *gng* weibliche, ♂ *gng* männliche Gonangien. Stark vergr. Nach Nutting.

In einer ganz andern Weise ist bei einer Myriothela (M. phrygia) für die gesicherte Entwicklung der Eier Sorge getragen. Die Myriothelen sind eigenartige, in der äußeren Erscheinung fast an Lederkorallen erinnernde Polypen. Sie tragen in einer gürtelförmigen Region zwei verschiedene Umbildungsformen von Polypenindivi-

buen. Die einen davon, die Blastostyle, sehen wie Trauben aus, wenn an ihnen die zahlreichen Gonophoren sprossen, die sie hervorbringen. Jeder Blastostyl kann männliche und weibliche Gonophoren tragen, erstere am distalen, letztere am basalen Ende (Abb. 447). Zwischen den Blastostylen stehen eigenartige schlauchförmige Gebilde, die „Hilfsblastostyle" oder Eiträger. Einer oder mehrere dieser Eiträger neigen sich einem weiblichen Gonophor zu, wenn dieses ein reifes Ei durch Kontraktion der Muskulatur der Gonophorenwand aus seiner Geburtsöffnung austreten läßt. Das Ei wird von der Haftscheibe am Ende eines Eiträgers erfaßt; der letztere richtet sich gerade in die Höhe und hält das Ei während seiner Embryonalentwicklung in dieser Weise, bis die Aktinulalarve die Eihülle verläßt. Diese eigenartige Methode, welche dem Embryo frisches Atemwasser sichert, ist wohl vor allem von Bedeutung, um der nicht koloniebildenden Myriothela die Erzeugung einer zahlreichen Nachkommenschaft zu sichern. Denn jedes der nur ein Ei erzeugenden Gonophoren schrumpft nach dessen Ablage sofort zusammen und macht neu hervorsprossenden Gonophoren Platz.

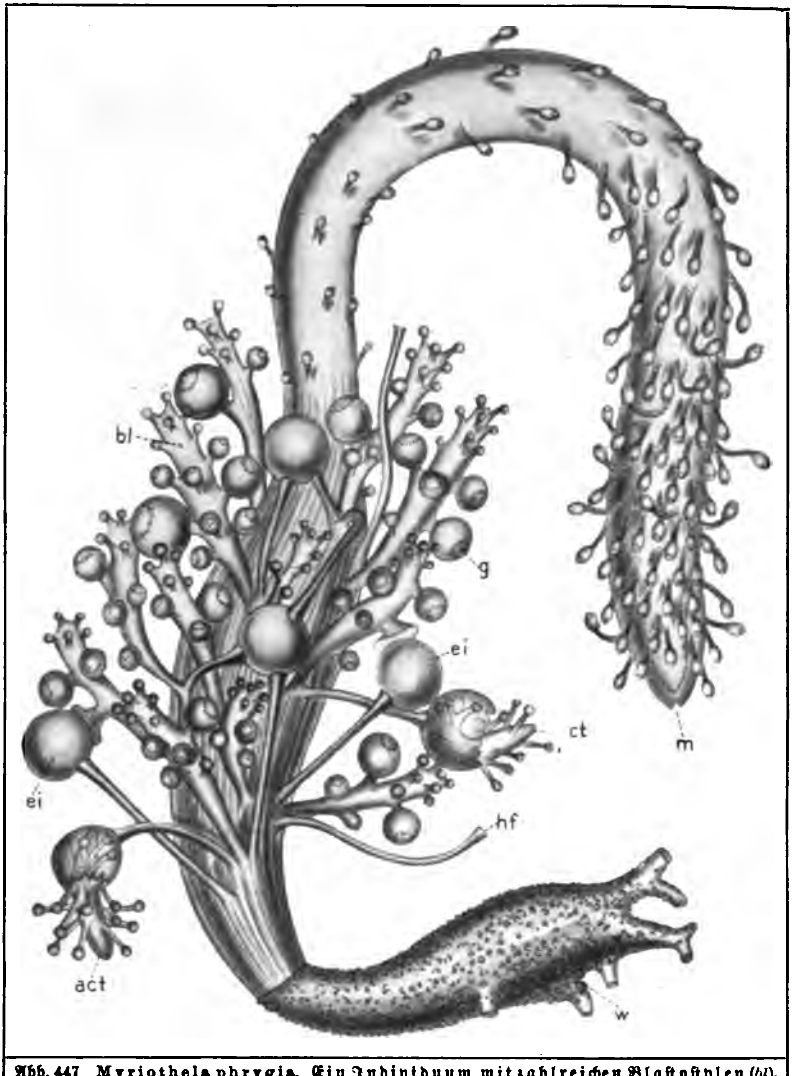
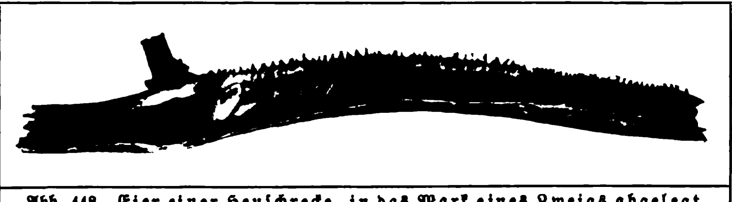


Abb. 447 Myriothela phrygia. Ein Individuum mit zahlreichen Blastostylen (*bl*). *hf* Hilfsblastostyl, *ei* Ei, *g* Gonophor, *act* ausschlüpfende Aktinulalarve, *m* Mund, *w* Wurzelsystem des ganzen Individuums. Stark vergr. nach Allmann.

2. Unterbringung der Eier.

Ebenso bedeutungsvoll wie die körperliche Beschaffenheit der Eier, die von dem Muttertier produziert werden, ist die Art und Weise, wie das letztere sie an dem für die Entwicklung günstigen Ort unterbringt. Die Eier, welche Tiere aus sich hervorgehen lassen, die im


Abb. 448. Eier einer Heuschrecke, in das Mark eines Zweigs abgelegt. (Ceylon.) Nat. Größe. Orig.

Wasser ihre Jugendzeit verbringen, müssen im Wasser oder in dessen Nähe abgelegt werden. Diejenigen, deren Entwicklung eine luftenthaltende Umgebung voraussetzen, müssen an einem dafür geeigneten Ort untergebracht sein. So sehen wir denn vielfach bei den Muttertieren die eigentümlichsten Instinkte ausgebildet, die das Tier antreiben, Orte bei der Eiablage aufzusuchen, welche ohne besonderen Vorteil, ja oft sogar gefährlich für sein eigenes Leben sind. Die luftbewohnenden Eintagsfliegen, die Libellen und viele andere luftbewohnende Insekten legen ihre Eier im Wasser ab. Die Seeschildkröten dagegen verlassen die Hochsee, um ihre Eier dem Sande des Landes anzuvertrauen. Der Palmendieb (Birgus latro L.) und die Landkrabben führen weite Wanderungen aus, um ihre Brut dem Meere zu überliefern, und gewisse Wasserfrösche (Rhacophorus schlegeli) steigen aufs Land und graben in den Erdboden Höhlen, in denen sie ihre Eier ablegen.

Es ist aber nicht nur von Bedeutung, daß die Eier in das richtige Medium gelangen, sie müssen sich auch an einer Stelle entwickeln, an denen das junge Tier beim Ausschlüpfen die geeignete Nahrung vorfindet. Wir haben früher schon bei Besprechung der Ernährung der Tiere darauf hinweisen müssen, daß Schmetterlingsarten und viele andere Insekten ihre Eier jeweils auf den geeigneten Futterpflanzen unterbringen, wobei vielfach die betreffende Pflanze für das Muttertier selbst keinerlei Nahrung darbietet. Ich erinnere nur an unsere Vanessaarten, die ihre Eier an Brennesseln ablegen, deren Blüten den Schmetterlingen keinen Tropfen Honig zu bieten vermögen. Oft sind die Gegensätze in den Instinkten noch viel eigenartiger. Wir haben da früher schon von jenem merkwürdigen Instinktwechsel gesprochen, der z. B. die blütenbesuchenden Eristalisarten veranlaßt, zur Eiablage die übelriechende Jauche aufzusuchen, oder welcher die selbst ebenfalls von Blütenprodukten sich ernährenden Tachinen und Ichneumoniden zu den Raupen hintreibt, in welche sie ihre Eier versenken.

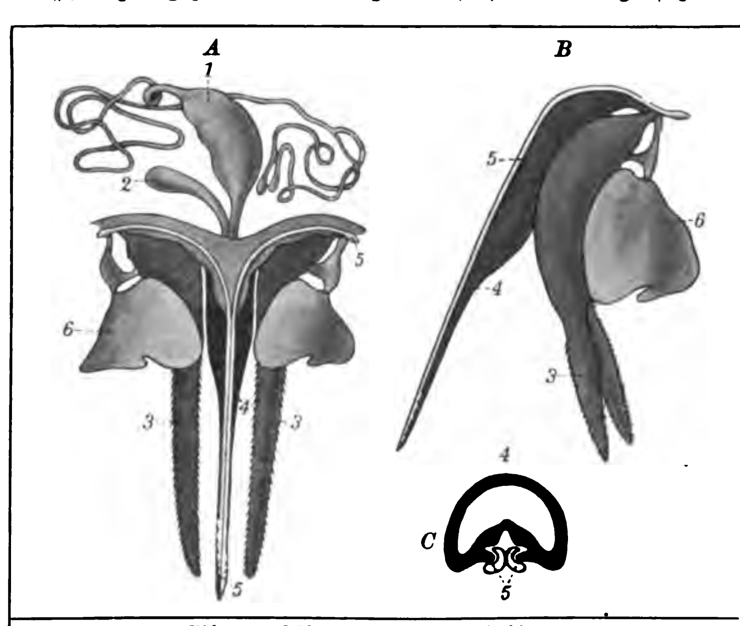


Abb. 449. Giftapparat der Honigbiene. *A* Ansicht von oben; *B* Ansicht von der Seite; *C* Querschnitt. *1.* Große Giftdrüse; *2.* kleine Giftdrüse; *3.* Stachelscheiden; *4.* Stachelrinnen; *5.* Stachelborsten; *6.* Quadratische Platte. Stark vergr. Nach Hertwig.

Viele Tiere sind mit besonderen Vorrichtungen versehen, mit deren Hilfe sie ihre Eier

an einem Ort verbergen können, an welchem die Nachkommenschaft die geeignete Ernährung vorfindet. Alle jene Käfer, Fliegen, Motten, die wir früher als Minierinsekten kennen gelernt haben, legen ihre Eier in die Pflanzenteile mit Hilfe eines besonderen Lege- oder Bohrapparates. Auch in Fällen, in denen die Pflanzensubstanz den jungen Tieren nicht als Nahrung dient, werden die Eier in Teile von Pflanzen versenkt; ich erinnere nur an die Mimikryheuschrecke Eurycorypha (vgl. S. 414), welche ihre Eier in Blätter, andre Formen, die sie in das Mark von Zweigen ablegen (Abb. 448).

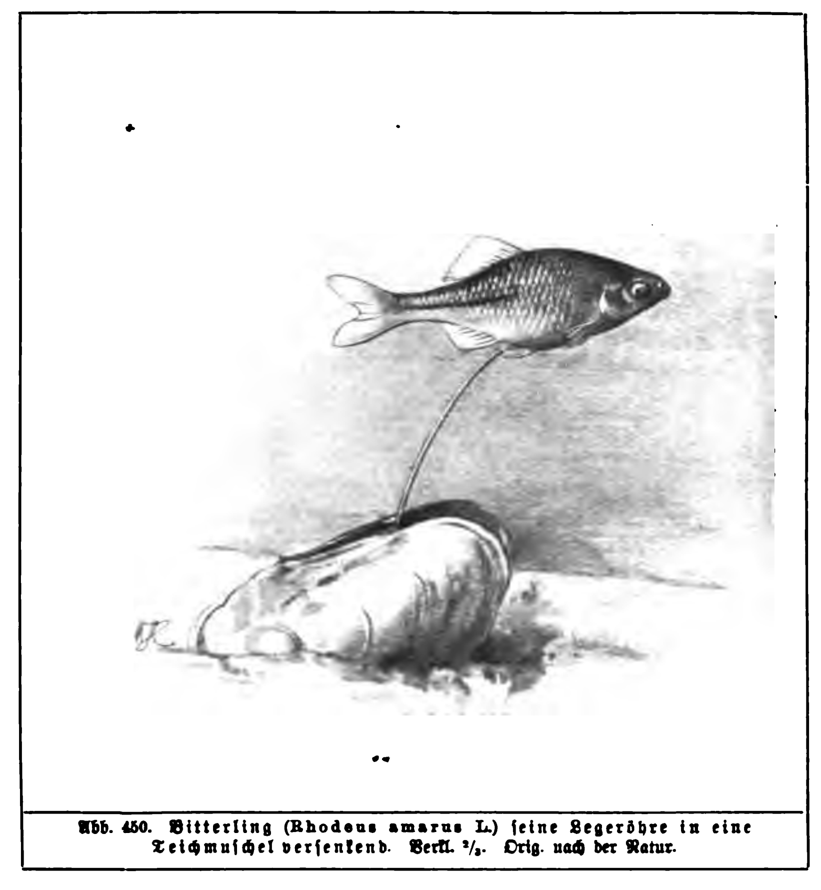


Abb. 450. Bitterling (Rhodeus amarus L.) seine Legeröhre in eine Teichmuschel versenkend. Verkl. ²/₃. Orig. nach der Natur.

Bei Heuschrecken, Schlupfwespen und Holzwespen ist ein oft sehr langer Legebohrer ausgebildet, der aus umhüllenden Scheidenteilen und einem eigentlichen Legestachel besteht. Dieser kann außerordentlich lang sein, und die Arbeitsleistung, welche das Muttertier zur Unterbringung der Eier mit demselben vollbringt, ist oft eine sehr erhebliche. Schlupfwespen sind z. B. imstande, nicht nur oft sehr harte Körperoberflächen ihrer Opfer zu durchbohren, sondern die auf Seite 287 schon besprochene und abgebildete Rhyssa persuasoria kann sogar ihren langen Legebohrer durch dicke Holzschichten hindurcharbeiten, ehe er in den Körper der Insektenlarve eindringt bzw. in deren Nähe das Ei ablegt. Ja in den Nestern von Bienen- und Wespenarten, welche aus steinhartem Erdmaterial zusammengekittet sind, so z. B. in den Zellen der Mörtelbiene (Chalicodoma muraria) findet man die Larven oft von parasitischen Schlupfwespenlarven infiziert. Es muß also die Schlupfwespenmutter die harte Wand des Nestes mit ihrem Legestachel durchbohrt haben. Da der Legebohrer in seinem gesamten Aufbau dem Giftstachel der stechenden Hymenopteren entspricht, so liegt die Annahme nahe, daß auch mit ihm Drüsen in Verbindung stehen, deren Produkt, Säuren



Abb. 451. Eiablage bei der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.). Photographie von Meisenheimer.

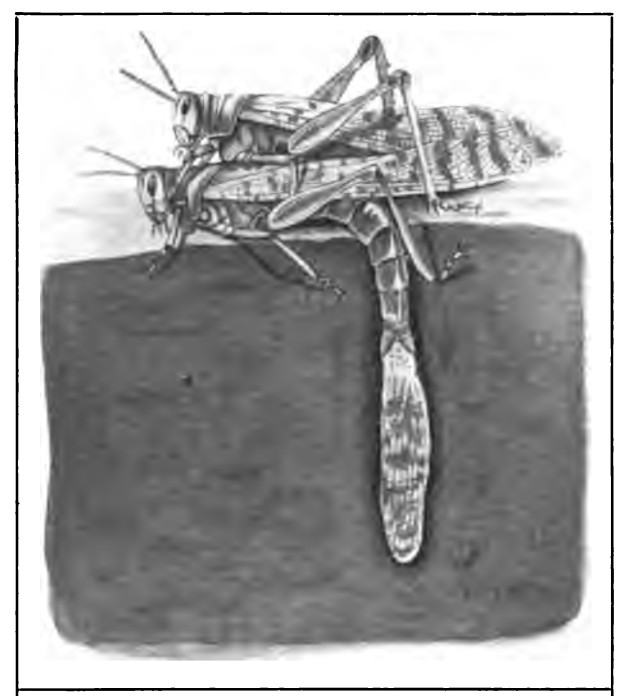


Abb 452.
Acridium peregrinum ♂ und ♀ bei der Eiablage.
Nach Künkel d'Herculais.

oder Enzyme, eine lösende Wirkung ausüben. Zur Ermöglichung des Vergleichs ist S. 564 der Stachel einer Biene abgebildet, in dem die einzelnen Bestandteile des Legebohrers einer Schlupfwespe alle wiederkehren (Abb. 449).

Sehr eigenartig ist der Hilfsapparat zur Unterbringung der Eier, den wir bei einem kleinen einheimischen Fisch beobachten können. Bei vielen Fischen sehen wir zur Zeit der Eiablage die Umgebung des weiblichen Genitalporus zapfenförmig verlängert. Bei dem Bitterling (Rhodeus amarus L.) trägt das Weibchen eine Legeröhre von 5—7 cm Länge, die also fast ebenso lang ist wie der ganze Körper des kleinen Fisches; mit deren Hilfe bringt das Tier seine Eier zwischen den Kiemenblättern unserer Süßwassermuscheln unter, wo sie ihre erste Entwicklung durchmachen (Abb. 450).

Die hartschaligen, mit Gallerte umhüllten oder sonstwie geschützten Eier werden vielfach ganz offen abgelegt. Aber bei den meisten Tieren zeigt sich immerhin eine Tendenz, die Eier an einem Ort unterzubringen, an welchem sie vor mechanischer Beschädigung, vor raubgierigen Feinden, vor Austrocknung oder auch umgekehrt vor Gefährdung durch Regen und Nässe sicher sind. Nicht wenige Tiere verbergen ihre Eier in einem Versteck, ja wir werden sehen, daß ein solches Versteck häufig durch aktive Tätigkeit des Muttertieres hergestellt wird. So legen viele Schmetterlinge ihre Eier in Ritzen der Rinde von Bäumen, in Mauerritzen oder unter Steinen ab; Tiere aus den verschiedensten Gruppen bringen ihre Eier in der Erde unter, und zwar tun das nicht nur erdbewohnende Tiere, wie die früher besprochenen Mulmfresser, Regenwürmer usw., sondern auch viele Schnecken und Insekten. Unsere gewöhnliche Weinbergschnecke z. B. gräbt ein Loch in die Erde und legt in dasselbe einen Haufen verhältnismäßig großer Eier ab (Abb. 451). Höhlenbauten zur Eiablage finden wir auch bei Mistkäfern (S. 575) sowie bei gewissen Spinnentieren (S. 333). Grillen und Heuschrecken haben vielfach die Gewohnheit, ihre Eier im Erdboden abzulegen, wobei ihnen der Besitz eines Legebohrers zustatten kommt. Solche Formen, wie z. B. die Wanderheuschrecken (vgl. Abb. 452), haben einen viel derberen Legebohrer als diejenigen Arten, welche ihn zur Ablage der Eier in feine Pflanzenteile verwenden. Wie man aus der Abbildung entnehmen kann, werden die Eier bei der Wanderheuschrecke in einem kokonartigen Paket abgelegt. Das Ablegen der Eier in die Erde ist vielfach auch eine Handlung, welche für die ausschlüpfenden Jungen die geeigneten Ernährungsverhältnisse vorbereitet. Das ist z. B. der Fall, wenn an Pflanzenwurzeln sich ernährende Larven ihre Eientwicklung im Erdboden durchmachen, wie z. B. bei Zikaden und vielen Käfern (Maikäfer, Elateriden usw.).

Um ein Verstecken der Eier handelt es sich auch, wenn das Muttertier dieselben an

einem Pflanzenteil unterbringt, der nicht direkt den jungen Tieren zur Nahrung dient, also z. B. wenn der Weidenbohrer oder wenn Bockkäfer ihre Eier in Risse der Rinde ablegen. Immerhin sind die Tiere in unmittelbarer Nachbarschaft und in einer Substanz untergebracht, von der sie sich zu ernähren vermögen. Die Libelleneier dagegen, welche in Binsen oder andern Wasserpflanzen eingebohrt werden, lassen aus sich Larven hervorgehen, welche von vornherein auf räuberische Ernährung angewiesen sind (Abb. 453).

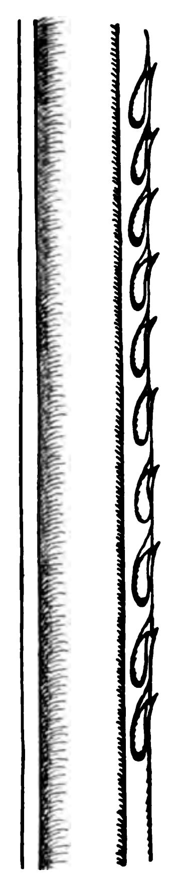


Abb. 453. Blütenstengel von Alisma plantago durchgeschnitten. An der rechten Seite die Eier der Libelle Lestes dryas ins Pflanzengewebe eingestochen. Vergr. 5 mal. Nach Wesenberg-Lund.

Eine gewisse körperliche Arbeit hatten die schon vorhin erwähnten Schnecken und Heuschrecken zu leisten, wenn sie ihre Eier in der Erde verbargen. Solche Tätigkeiten finden wir viel häufiger bei höheren Tieren. So haben viele Fische die Gewohnheit, ihre am Boden der Gewässer abgelegten Eier mit Sand und Kies zuzudecken. Wir haben das schon bei den Forellen und Lachsen (S. 472) erwähnt; die gleiche Gewohnheit findet sich bei vielen Fischen des Süßwassers und Meeres. Auch manche Froschlurche verbergen ihre Eier im Wasser oder am Land in zum Teil selbst gegrabenen Erdhöhlen. Weit verbreitet ist bei den Reptilien die Gewohnheit, die Eier in Sand oder Erde zu vergraben. Unsere einheimischen Eidechsen sind ein Beispiel für diese Gewohnheit. Sie legen ihre Eier meist an einen sonnigen Platz ab und bedecken sie mit einer ganz dünnen Schicht von Erde oder Sand. Ähnlich machen es viele Eidechsenarten in allen Teilen der Welt, viele Schlangen, die meisten Schildkröten und die Krokodile. Emys orbicularis, unsere gemeine europäische Teichschildkröte, soll mit dem Schwanz das Loch für ihr Nest an einer Stelle graben, welche sie vorher mit Wasser angefeuchtet hat. Von der Tuatara (Hatteria punctata) von Neuseeland berichtet Thilenius, daß sie ihr Gelege in Erdhöhlen ablegt, zu denen ein 40 cm langer Gang führt. Die Höhle selbst wird mit Erde und Grashalmen zugestopft. Wir werden später noch darauf zu sprechen kommen, daß für in dieser Weise untergebrachte Reptilieneier die von der Sonne oder sonstwie gelieferte Brutwärme von Wichtigkeit ist.

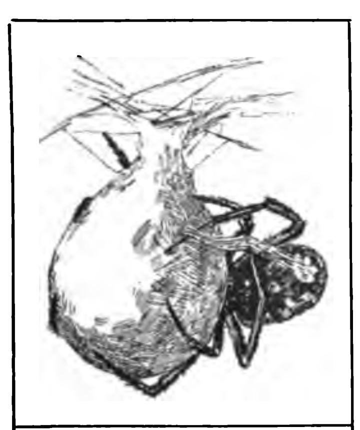


Abb. 454. Argiope cophinaria beim Spinnen des Eierkokons. Vergr. 1½ mal. Nach Mc. Cook.

In all den genannten Fällen wühlt das Muttertier ein Loch in den Boden und bedeckt nachträglich die Eier mit Erde. Bei den Fischen sind es oft die Männchen, welche diese Tätigkeit übernehmen, indem sie mit Schwanzschlägen eine flache Grube im Sand des Bodens ausschaufeln, um dann ebenfalls mit Schwanzschlägen den Sand oder Kies über die Eier zu wirbeln. Wie wichtig ein solches Verbergen der Eier bei den Fischen gerade ist, das zeigt die Beobachtung, daß die Fische selbst mit Gier auf allen erreichbaren Laich aus sind, wobei sie denjenigen der eigenen Art, ja sogar vielfach ihren eigenen nicht schonen.

Als Schutz und Versteck für die Eier dienen häufig Drüsenprodukte des Muttertieres. So sehen wir die Eierpakete der Spinnen vielfach in dichte Hüllen von Seidengespinst ein-

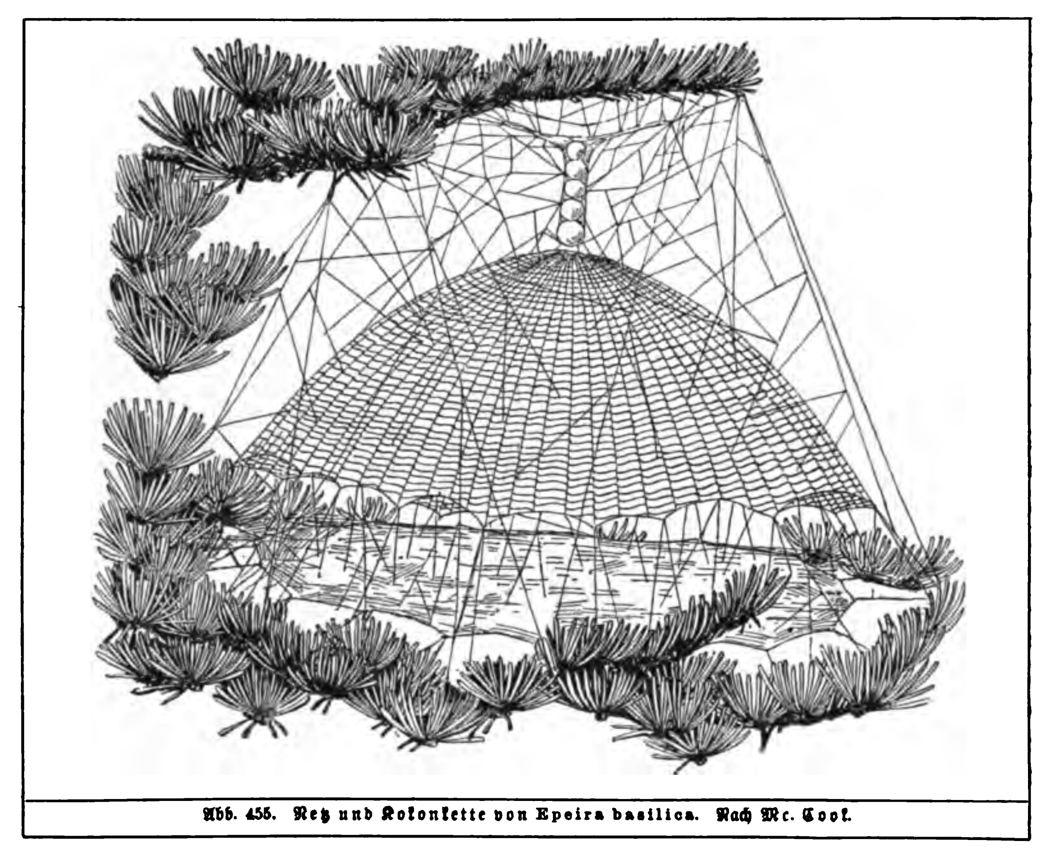


Abb. 455. Netz und Kokonkette von Epeira basilica. Nach Mc. Cook.

gewickelt, die, wie wir früher schon erwähnt haben, das Produkt spezieller Spinndrüsen sind (Abb. 454). Das Kokongespinst weicht oft in seiner Farbe, die gelb, grün, rosa sein kann, von den übrigen Spinnfäden der betreffenden Art ab. Die Kokons werden vielfach in Verstecken untergebracht, oft in unmittelbarer Nähe des Wohnnestes der betreffenden Spinnenart (Abb. 455), oder irgendwo im Freien mit Gespinstfäden aufgehängt. So finden wir sie bei den Röhrenspinnen (vgl. S. 177, Abb. 116) im Innern der von der Mutter bewachten Röhre, bei den Theridiumarten, innerhalb einer von der alten Spinne aus kleinen Steinchen zusammengesetzten Röhre, welche am unteren Ende des Netzes aufgehängt wird und es durch sein Gewicht gespannt hält. Nicht selten können wir an Grashalmen rundliche oder zitronenförmige Erdklümpchen beobachten. Beim ersten Anblick sind wir vielfach geneigt, sie für Kotspritzer zu halten, die etwa vom Rade eines vorüberfahrenden Wagens an die Grashalme geschleudert worden sind. Bei genauerer Betrachtung fällt uns aber die große Regelmäßigkeit und das sehr gleichartige Material dieser Gebilde auf. Öffnen wir sie, so finden wir in einer Seidenhülle im Innern die Eier einer Spinne (Agroeca brunnea) (Abb. 456). Es ist beobachtet worden, daß die betreffende Spinnenart nachts ihre Bautätigkeit ausübt, und zwar, daß sie in einer Nacht das feine Seidengehäuse um die Eier spinnt, um dasselbe in der zweiten Nacht mit einer Hülle aus kleinen Erdpartikelchen zu inkrustieren. Wir können oft an einem Ort nebeneinander die beiden Etappen der Bautätigkeit beobachten, die silberweißen Innenkokons und daneben die mit brauner Erde überzogenen fertigen Produkte des mütterlichen Instinktes.

Einen eigenartigen „Nestbau“ haben die Sarasins auf dem Vulkaninselchen Groẞsangi,

nördlich von der Minahassa (Celebes) bei Cochlostyla leucophtalma (Pfr.) beobachtet. Wenn diese schöne, große Schnecke ihre Eier ablegen will, so stellt sie sich quer zur Längsrichtung eines Blattes auf die eine Blatthälfte, biegt mit dem Hinterende des Fußes, das an der anderen Blatthälfte festhaftet, letzteres herüber und klebt mit ihrem Schleim das zusammengebogene Blatt zu einer Düte, in die sie 40 etwa erbsengroße Eier legt. Um den Eiern die nötige Atemluft zuzuführen, frißt die Mutter ein Stück der einen Blatthälfte weg und überzieht das so gebildete Fenster mit einem feinen Schleimhäutchen.



Abb. 456. Agroeca brunnea Spinne mit zwei Eikokons. Oben halbfertig, unten mit Erde umkleidet als von Parasit angestochen. Orig.

Es kommt auch vor, daß Teile des mütterlichen Körpers als Schutz den Eiern mitgegeben werden. So haben viele Schmetterlinge, vor allem aus der Gruppe der Spinner, am Hinterende des Körpers eine dichte wollige Behaarung, welche von den Entomologen als die Afterwolle bezeichnet wird. Dieses Pelzchen wird nach der Eiablage vom mütterlichen Körper abgelöst und dient zum Einhüllen der Eier. Derartige Afterwolle kommt z. B. beim Schwammspinner (Ocneria dispar) vor. Einen noch erheblicheren Bestandteil ihres Körpers geben die Schildläuse für ihre Brut her. Bei diesen Tieren sterben die Mütter nach der Eiablage. Sie legen ihre Eier an die Unterlage, also an den Pflanzenteil ab, an den sie angesaugt sind. Nach dem Tode der Mutter bleibt ihr Leichnam mit der ausgeschiedenen Wachsbedeckung oder dem harten Rückenschild als schützendes Dach über den Eiern bestehen, bis die Jungen beim Ausschlüpfen diesen Schutz verlassen.

3. Vorsorge für die Ernährung der Nachkommen.

Auch in bezug auf die Nahrungsversorgung beschränkt sich die Wirksamkeit der Muttertiere oft nicht darauf, daß die Brut am richtigen Orte in der Nähe erreichbaren Futters untergebracht wird. Bestimmte Handlungen der Muttertiere sind dazu bestimmt, den ausschlüpfenden Nachkommen die ihnen zusagende Nahrung in reichlicher Fülle zu beschaffen. Eine sehr eigenartige Methode der Brutversorgung tritt uns bei den Galleninsekten entgegen. Wie wir das früher schon von einer großen Anzahl von Insektenarten kennen gelernt haben, legen auch bei ihnen die Muttertiere ihre Eier in Pflanzenteile ab. Während



Abb. 457. Galle der Blattlaus Pemphigus sp. auf Pistacia. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

aber sonst die ausschlüpfende Brut auf die Menge von Pflanzensubstanz angewiesen ist, die entweder zur Zeit der Eiablage schon vorhanden war oder bis zum Ausschlüpfen durch natürliches Wachstum entstanden ist, bildet sich bei den Galleninsekten durch pathologisches Wachstum der Pflanze ein speziell für die Ernährung der betreffenden Larven bestimmtes Gewebe. Wir kennen sehr viele gallenerzeugende Tiere; die meisten von ihnen sind Arthropoden, und unter diesen wiederum Insekten. Allerdings wissen wir, daß einige Krabben und Schneckenarten an Korallen gallenähnliche Wachstumsabnormitäten hervorbringen. Wir haben auf sie früher schon S. 278 hingewiesen und haben S 37 auch bereits jene Gallenbildungen erwähnt, welche durch Rädertierchen bei Algen hervorgerufen werden. Es zeigten uns schon diese Beispiele, daß Einwirkungen einer fremden Tierart auf einen Wirt abnormes und oft auch über das normale Maß hinausgehendes Wachstum des letzteren zur Folge haben können. Wie wir auch bei ähnlichen Prozessen bei Parasiten hervorgehoben haben, han=

delt es sich da wohl vorwiegend um Einwirkungen chemischer Art. — Wir können das letztere mit großer Bestimmtheit bei den Gallenbildungen der Pflanzen annehmen. Solche werden nicht nur durch Insekteneier bzw. Larven, sondern auch durch erwachsene Arthropoden hervorgerufen. Die Gallen, welche an Pflanzen durch Milben, Blattläuse und Rindenläuse erzeugt werden, auch jene geschwulstartigen Bildungen, die durch Würmer veranlaßt werden, sind von lebhaft sich fortpflanzenden Tieren bevölkert. Man findet in ihnen alle Stadien der betr. Arten. Das ist z. B. der Fall bei den großen beutelartigen Blattlausgallen, welche an den Blättern des Maulbeerbaums und Pistazienstrauchs (Abb. 457) gefunden werden, oder bei jenen zapfenförmigen Auswüchsen, die wir auf den Buchenblättern nicht selten antreffen. Ebenso gilt es für die Erkrankung des Getreides, die von dem Weizenälchen (Tylenchus tritici), und für die Rübenkrankheit, die von dem Rübenälchen (Heterodera schachti) hervorgerufen wird. Diejenigen Gallenbildungen, die uns hier aber speziell interessieren, werden durch die **Eiablage** gewisser Tierarten veranlaßt: Die wichtigste Gruppe unter ihnen sind die Gallen der Gallwespen (Cynipidae); auch Blattwespen (Tenthredinidae), unter den Fliegen die Cecidomyiden oder Gallfliegen und gewisse Motten unter den Schmetterlingen sind als Gallenbildner zu erwähnen. Am genauesten ist die Gallenbildung bei Gallwespen studiert worden. Ähnlich wie viele der früher besprochenen Insekten haben auch diese Tiere einen Legebohrer. Mit seiner Hilfe versenken sie jeweils ein Ei in meist jugendliches Pflanzengewebe. Die so bekannten Eichengallwespen z. B. stechen die jungen Blätter der Eiche an. Die Larven könnten sich nicht normal entwickeln, wenn nicht das Blattgewebe an Masse zunehmen würde. Und so sehen wir denn einen sehr merkwürdigen Prozeß eintreten; während die Larve sich entwickelt, beginnt das Gewebe des Eichenblattes zu wuchern, und es bildet sich jener eigenartige Auswuchs, den wir als den Gallapfel bezeichnen. Eine solche Galle stellt sich geradezu wie ein Organ der betreffenden Pflanze dar. Das Gewebe des Gallapfels ist mit allen jenen Einrichtungen versehen, die es ihm erlauben, wie ein normaler Bestandteil der Pflanze zu assimilieren, zu wachsen, Reservestoffe aufzuspeichern und mit dieser Menge von Substanz der in ihm lebenden Larve die notwendigen Existenzbedingungen darzubieten. Unzweifelhaft geht der Reiz, welcher das Gallenwachstum veranlaßt, von gewissen chemischen Substanzen aus. Beyerinck hat festgestellt, daß die Blattwespe Nematus capreae beim Einstechen mit dem Legebohrer in das Pflanzengewebe ein zähflüssiges kleines Tröpfchen Gift austreten läßt; durch dessen Wirkung wird auch dann eine Galle erzeugt, wenn kein Ei abgelegt worden ist. Sonst aber

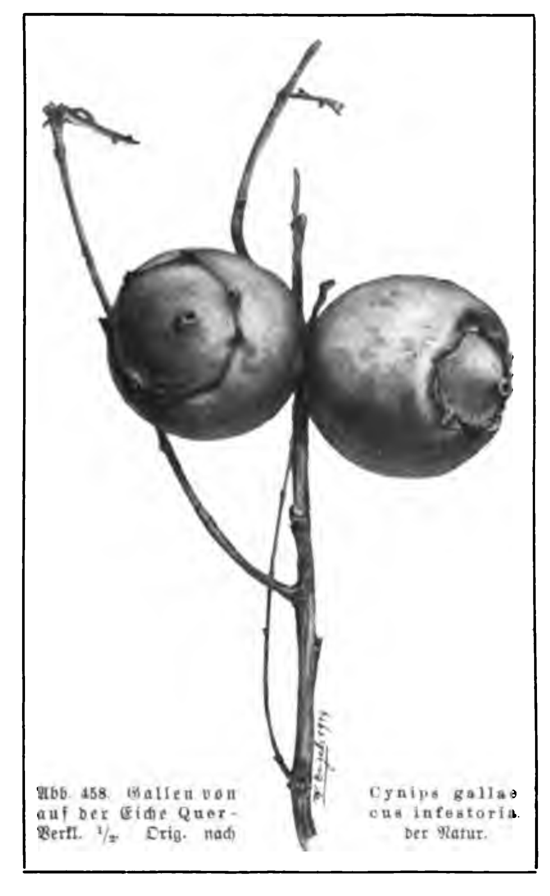


Abb. 458. Gallen von Cynips gallae auf der Eiche Quercus infestoria. Verkl. 1/2. Orig. nach der Natur.

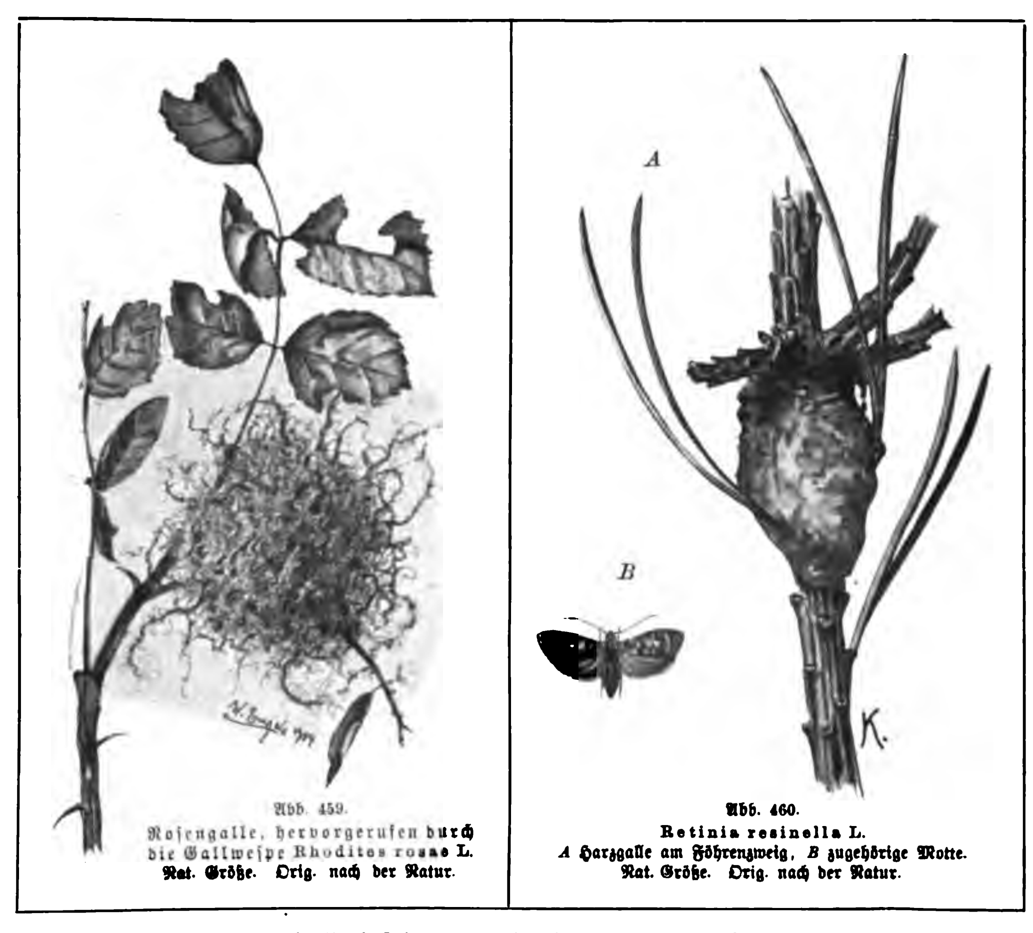


Abb. 459.
Rosengalle, hervorgerufen durch die Gallwespe Rhodites rosae L.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Abb. 460.
Retinia resinella L.
A Harzgalle am Föhrenzweig, *B* zugehörige Motte.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

scheint bei den meisten Galleninsekten der chemische Reiz zur Gallenbildung von dem Ei oder von der sich entwickelnden Larve auszugehen. Welche große Bedeutung die Ernährung der Nachkommenschaft durch Gallenbildung besitzen muß, geht schon aus der sehr großen Zahl von Galleninsekten, die existieren, hervor. Ich weise nur auf die 86 Arten von Gallwespen hin, die allein an unserer Eiche vorkommen. Viele dieser Arten erzeugen Gallen an den Blättern, andere an den Knospen, andere an den Zweigen, wieder andere an den Wurzeln. An Kräutern, Sträuchern und Bäumen können wir die vielgestaltigen, eigentümlichen Produkte beobachten, die das Pflanzengewebe unter dem Einfluß des vom Galleninsekt ausgehenden Reizes hervorbringt. Jeder von uns kennt die eigentümlichen, an Moosrosenknospen erinnernden Gallen, welche die Rosengallwespe (Rhodites rosae) an den Rosensträuchern hervorruft (Abb. 459). Wir können kaum durch eine alte Weidenallee hindurchgehen, ohne jene knorrigen, wulstigen Auswüchse an den Zweigen zu beobachten, welche von den Weidengallmücken hervorgerufen werden. Im Walde, an den Kiefern, sehen wir jene eigentümliche, hauptsächlich durch Harzausfluß hervorgerufene Bildung, die man als die Harzgalle der Kiefer bezeichnet, und welche durch die Wirkung der Larve der Harzmotte (Retinia resinella L.) erzeugt ist. Sie ist keine echte Galle, da sie nicht aus lebendem Gewebe der Pflanze besteht; so liefert sie denn der Mottenraupe nur Schutz, keine Nahrung (Abb. 460). An den Zweigenden der Fichten und Tannen bemerken wir vielfach schuppige Gebilde, welche in ihrer Form an sich entwickelnde Zapfen der betreffenden Koniferen erinnern und vom Volk auch oft für

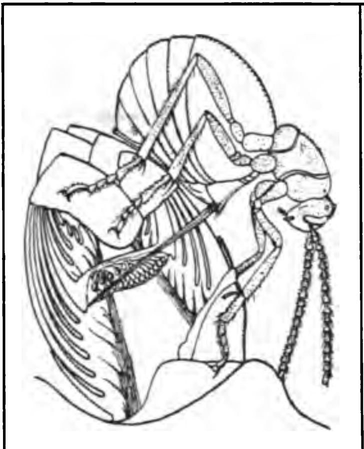


Abb. 461. Flügellose Gallwespe Rhisobia aptera in eine Knospe des Eichbaums stechend. Vergr. 10 mal. Nach Beyerink. Aus Küster.



Abb. 462. Galle am Ende eines Tannenzweigs, erzeugt durch Chermes (Adelges) abietis. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

solche gehalten werden. Schneiden wir sie durch, so sehen wir das gekammerte Innere von Pflanzenläusen erfüllt, welche zur Gattung Chermes (= Adelges) gehören, und deren eigene Saugtätigkeit sowie der chemische Einfluß, der von ihren Eiern und Larven ausgeht, das eigentümliche pathologische Wachstum verschuldet hat. Hier, wie in so vielen andern Fällen sehen wir mit Erstaunen die Galle als absolut reguläres Gebilde an der sie tragenden Pflanze wachsen, stets dieselbe Form aufweisend, wenn sie von demselben Insekt hervorgerufen ist. Auf einem einzigen Eichbaum finden wir ebensoviel verschiedene Gallentypen, als wie erzeugende Insekten bekannt sind. Ein guter Gallenkenner kann jeweils aus dem Charakter der Galle bestimmen, von welchem Insekt sie bewohnt ist. Jedes Galleninsekt ist mit relativ strenger Gebundenheit an eine einzige oder eine Gruppe nah verwandter Pflanzen gefesselt; nur in ihnen nehmen seine Eier eine normale Entwicklung. Manche Galleninsekten wechseln zwischen zwei Wirtspflanzen, manche weisen einen Generationswechsel auf, der wegen seiner Abhängigkeit von den Jahreszeiten uns in einem späteren Kapitel beschäftigen wird.

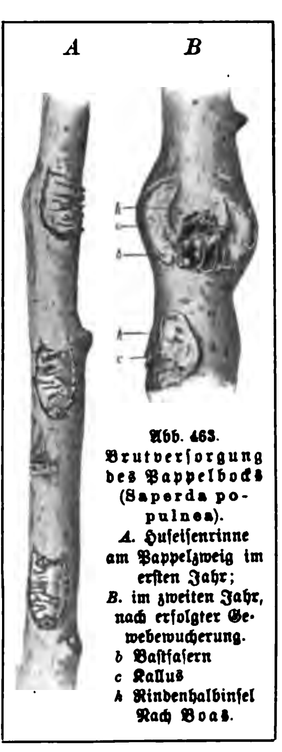


Abb. 463. Brutversorgung des Pappelbocks (Saperda populnea). *A.* Hufeisenrinne am Pappelzweig im ersten Jahr; *B.* im zweiten Jahr, nach erfolgter Gewebewucherung. *b* Bastfasern *c* Kallus *h* Rindenhalbinsel Nach Boas.

Bei den Galleninsekten sorgt also das Muttertier durch eine instinktive Handlung für die sachgemäße Ernährung seiner Nachkommenschaft. Wenn die Galle sich entwickelt, ist das Muttertier meist schon längst gestorben; die Vorsorge, welche sie für ihre Brut getroffen hat, hinterläßt sie ihr gleichsam wie ein Erbe. Ähnliche Vorsorge finden wir bei vielen anderen Tieren, und die interessantesten Beispiele bieten uns wiederum die Insekten. Manche Käferlarven fressen nur dürres Holz oder welke Pflanzenteile; diese werden vom Muttertier in eigenartiger Weise für sie vorbereitet. Der Pappelbock (Saperda populnea) legt seine Eier auf gesunde Stämme; das Muttertier bearbeitet die Umgebung der Ablegestelle derart, daß die auskriechende Larve hinreichend vertrocknetes Bastgewebe vorfindet. Nach den Untersuchungen von Boas nagt sie an dem Stamm eine tiefe, hufeisenförmige Rinne mit nach oben gerichteter Öffnung; die von der Hufeisenrinne umschlossene Rindenhalbinsel wird nun noch durch mehrere seichte Rinnen durchfurcht, welche die Mutter hineinnagt (Abb. 463 A); während die Larve im ersten Entwicklungsjahr in diesem Gewebe frißt, bildet sich unter dem Einfluß von ihr sezernierter Stoffe eine Art Galle (Abb. 463 B). Im zweiten Jahr dringt

dann die Larve in das Mark des betreffenden Zweigs (Abb. 463 B). — Zahlreiche tropische Käfer, z. B. Oncideres dejeani, sägen mit ihren Mandibeln dicke Aststücke ab, wobei die verdorrenden abfallenden Stücke ihnen zur Unterbringung ihrer Eier dienen. Rüsselkäfer, besonders aus der Gattung Rhynchites, legen die Eier in junge Sprosse (R. conicus) oder Früchte von Pflaumen, Äpfeln, Schlehen (R. cupreus, bacchus, auratus), deren Stiel sie benagen oder durchstechen, so daß das Abfallen gesichert wird. Im Sommer können wir vielfach an den Blättern der Birken, Buchen, des Weinstocks und anderer Bäume und Sträucher eigentümliche spindel- oder trichterförmige Aufrollungen wahrnehmen. Entrollen wir diese Gebilde, so finden wir in ihrem Innern einige Eier oder einige in der Entwicklung begriffene Larven. Es sind dies die Larven eines kleinen schwarzen oder auch eines lebhaft metallisch glänzenden Rüsselkäfers, den wir eventuell auf dem gleichen Baum bei einer merkwürdigen Tätigkeit beobachten können. Handelt es sich um eine Birke, dann kann der Käfer der sogenannte Trichterwickler (Rhynchites betulae L.) sein, welcher vom Rande des Blattes aus von beiden Seiten her gegen dessen Mittelrippe je einen Schnitt von ganz eigentümlichem kurvenförmigen Verlauf ausführt. Dann legt er am Rande der einen Blatthälfte 2—4 Eier in kleine Taschen, die durch Abhebung der Blattepidermis gebildet wurden, und wickelt beide Blatthälften zu einer trichterförmigen, an beiden Enden offenen Düte übereinander. Die Eier liegen wohl geborgen im Innern der Düte; die aus ihnen auskriechenden Larven fressen von der Blattsubstanz der rasch welkenden Düte; letztere fällt nach einiger Zeit ab, die Larven verlassen sie, um sich im Erdboden in einer glattwandigen Höhle zu verpuppen. Rynchites betuleti Fabr., der Rebenstecher, ein schön metallglänzender Käfer, rollt mehrere Blätter zu solchen Düten und bohrt von außen in die Rollen Löcher hinein, in die er seine Eier versenkt (Abb. 464).

Abb 464. Rhynchites betuleti Fabr. Der Rebenstecher beim Rollen seiner aus mehreren Blättern gebildeten Blattrollen. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

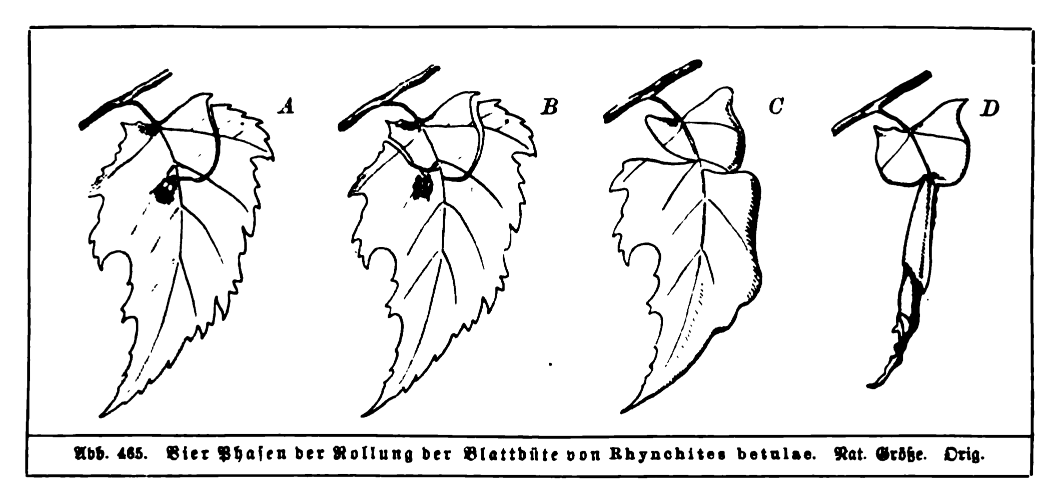


Abb. 465. Vier Phasen der Rollung der Blattbüte von Rhynchites betulae. Nat. Größe. Orig.

Wie Wasmann gezeigt hat, führt das Weibchen von R. betulae zunächst von einer Seite des Blattrandes einen Schnitt in Form eines stehenden lateinischen S bis zur Mittelrippe, dann macht es in letztere eine Rinne, um den Saftzufluß herabzusetzen (Abb. 465 A); hierauf schneidet es von der andern Seite in Gestalt eines mehr liegenden S bis zur Mittelrippe (Abb. 465 B). Dann rollt es die Blatteile mit der unteren Seite nach innen zum Trichter zusammen (Abb. 465 C), indem es die Ränder mit den Beinen der einen Seite erfaßt und sich mit denen der andern Seite weiterzieht. Schließlich kriecht es in den Trichter hinein, zieht ihn fester zusammen, legt die Eier ab und schließt endlich ein noch klaffendes oberes Ende (Abb. 465 D). Viele Naturforscher haben sich schon den Kopf darüber zerbrochen, wie das Tier imstande ist, den Schnitt so zu führen, daß er die geeignetste Form des Blattstückes liefert, um aus demselben einen kunstvollen Trichter herzustellen, in welchem die junge Larve des Käfers nicht nur vor Feinden, sondern auch vor Austrocknung geschützt ist. In der Blattrolle findet sie für die Zeit ihrer Entwicklung die geeignete Nahrung in einer Quantität, welche ausreicht, um die Entwicklungs- und Wachstumsvorgänge bis zum Momente der Verpuppung zu bestreiten. Es ist wohl kein Zweifel, daß es sich hier um einen typischen Brutpflegeinstinkt handelt, der durch Vererbung festgelegt ist. Sehr interessant ist die Feststellung Wasmanns, daß die am Anfang der Legeperiode angefertigten Trichter vollkommener sind als die späteren.

Unter den Insekten finden wir auch die einzigen Tiere, welche Nahrungsvorräte für ihre Nachkommenschaft einsammeln und aufspeichern. Mit diesen Nahrungsvorräten zusammen bringen sie ihre Eier in einem geeigneten Versteck unter.



Abb. 466. Minotaurus typhoeus, Pärchen bei der Brutversorgung; oben ♂, unten ♀. Orig. Nach Photographie von Fabre.

Sehr mühsame und zeitraubende Arbeiten nehmen viele Mistkäferarten auf sich, um ihre Nachkommenschaft mit der geeigneten Nahrung zu versorgen. Wir haben bereits früher S. 258 und 467 einiges über diese Tiere erfahren. Wir müssen hier noch hinzufügen, daß nähere Beobachtung uns eine Stufenfolge kennen lehrt, die in

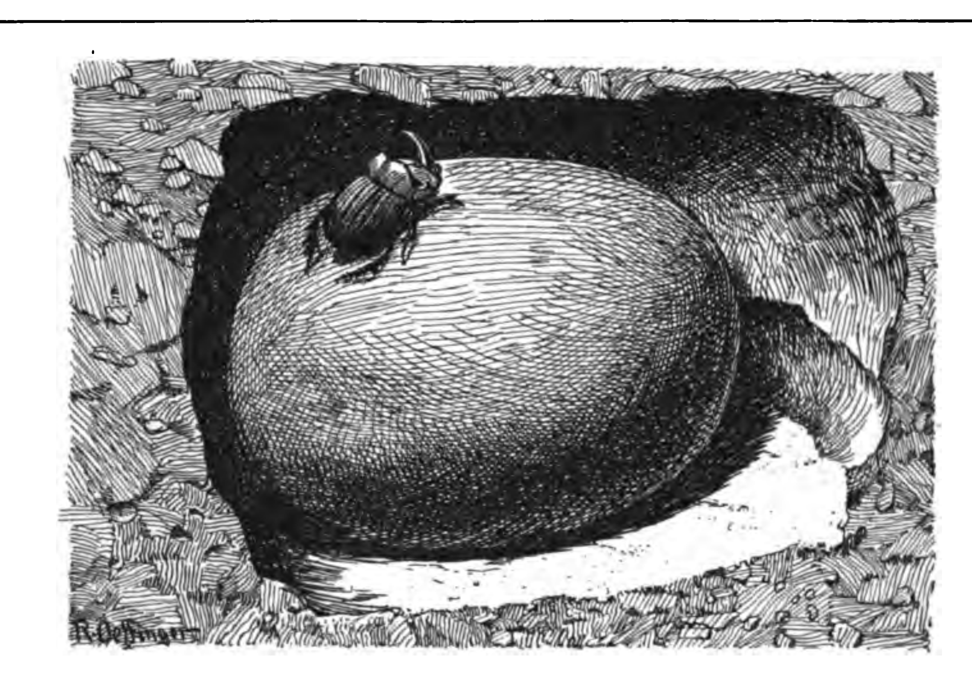


Abb. 467. Copris hispanica, Weibchen in seiner Halle mit der Bearbeitung der großen Dungkugel beschäftigt. Orig. nach Fabre.

steigendem Maß Nahrung und Schutz für die Nachkommen sichert. Während die Arten der Gattung Aphodius ihre Eier einfach am Mist ablegen, bauen unsere gewöhnlichen Mistkäfer (Geotrupes stercorarius) mehr oder minder unregelmäßige Gänge unter Düngerklumpen; ein Gang ist höchstens 3 cm lang und hat etwa 1 cm Durchmesser. In diese Röhren legt das Weibchen am Boden ein Ei ab, um dann einen ganzen Mistzylinder aus lauter dünnen (etwa 4 mm dicken) Schichten über dem Ei in den Gang einzufüllen. Jede Schicht erfordert neues Material, welches der Mistkäfer auf 40—50 Wanderungen herbeiholt, wobei das Weibchen vom Männchen unterstützt wird. Der südeuropäische Minotaurus typhoeus gräbt zu ähnlichem Zweck Gänge bis zu $1\frac{1}{2}$ m Tiefe, in welche Schafsdünger eingefüllt wird. Beim Füllen hilft auch wieder das Männchen mit, schleppt Mist heran, den es oben im Gang zerkrümelt, während unten das Weibchen ihn in Empfang nimmt und zu einer Wurst verarbeitet (Abb. 466). Nach dem Tod des Männchens arbeitet das Weibchen weiter und baut Seitengänge an den Hauptschacht und legt in dessen Grund sowie am Ende der Seitengänge je ein Ei ab.

Auch bei den Coprisarten arbeiten Männchen und Weibchen zur Brutversorgung zusammen. Copris hispanica wühlt unter einem aufgefundenen Haufen Schafsmist ein großes Gewölbe, dessen Wand sorgfältig geglättet wird. Der Schafsdünger wird nach und nach in die Halle transportiert und aus ihm unter sorgfältiger Durcharbeitung ein großer Kuchen angefertigt (Abb. 467). An der letzteren Arbeit ist bei Copris hispanica nur mehr das Weibchen beteiligt, das vom Männchen verlassen worden ist. Aus der großen Mistmasse macht das Weibchen dann 3—4 eiförmige Nährballen mit je einer Eikammer am zugespitzten Ende, in die ein Ei abgelegt wird (Abb. 468). Das Weibchen bleibt bei den sich entwickelnden Larven, reinigt die Nährballen von Schimmel, den es wohl frißt, und Fabre glaubt, daß das Weibchen beim Eintritt der Herbstregen, nachdem es vier Monate bei ihnen ausharrte, auch noch

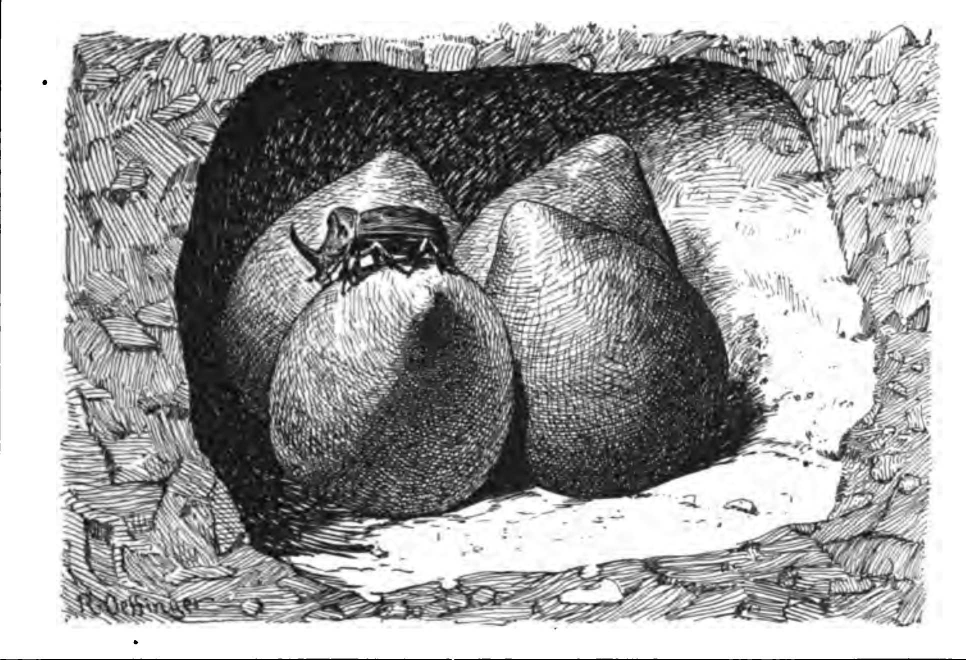


Abb. 468. Copris hispanica, Weibchen bei den vier Nährballen oder Brutpillen in seiner Halle. Orig. nach Fabre. Nat. Größe.

die jungen Käfer beim Auskriechen unterstützt, worauf alle zusammen die unterirdische Behausung verlassen.

Bei Copris lunaris, einem nahen Verwandten, finden sich in einem Brutgewölbe bis zu 8 Nährballen. Bei dieser Form hilft nämlich das Männchen, welches während der ganzen Brutzeit bei dem Weibchen bleibt, diesem auch bei der Anfertigung der Nährballen.

Von Ateuchus sacer, dem heiligen Pillendreher Ägyptens und der übrigen Mittelmeerländer, haben wir schon S. 259 erfahren, daß er in je eine eigens angefertigte Höhle für jedes Ei eine besondere Brutpille aus Schafsmist legt. Wir haben schon gehört, daß diese oft weither transportiert werden muß und so gearbeitet ist, daß ihre dichte Außenhülle das Innere für die Larve weich und feucht erhält; die Eikammer ist am einen Ende der Brutpille angebracht und von faseriger Dungmasse umhüllt, welche den Luftzutritt ermöglicht (Abb. 469). Andere Mistkäfer, so der argentinische Bolbites onitoïdes, umhüllen ihre ebenfalls birnförmige Brutpille ringsum, aber unter Aussparung der Region der Eikammern mit einer Lehmwand. Ein ähnliches Gebilde baut ein anderer südamerikanischer Käfer, Phaneus milon, der seine Larven mit Aas ernährt, aus Fleisch von toten Säugetieren und Vögeln, das er mit Lehm mischt; auch hier ist die Brutpille birnenförmig, außen mit Lehm umhüllt, mit einer Brutkammer am verschmälerten Ende, in welche sogar ein feiner Luftkanal hineinführt. Unser einheimischer Sisyphus schaefferi, bei dem auch Männchen und Weibchen gemeinsam die erbsengroße Mistkugel bilden und sogar zusammen transportieren, bringt diese ebenfalls in einer vom Weibchen gegrabenen unterirdischen Höhle unter.

Außer bei diesen Käfern kommt Versorgung der Brut mit Nahrungsvorräten nur bei Hymenopteren vor. Die meisten von ihnen begnügen sich mit dieser Art von Brutpflege, kümmern sich aber nicht weiter um ihre Nachkommenschaft, ja sie leben bei deren Ausschlüpfen meist nicht mehr. Ähnliche Brutversorgung durch Nahrungsvorräte findet sich auch bei einigen Formen

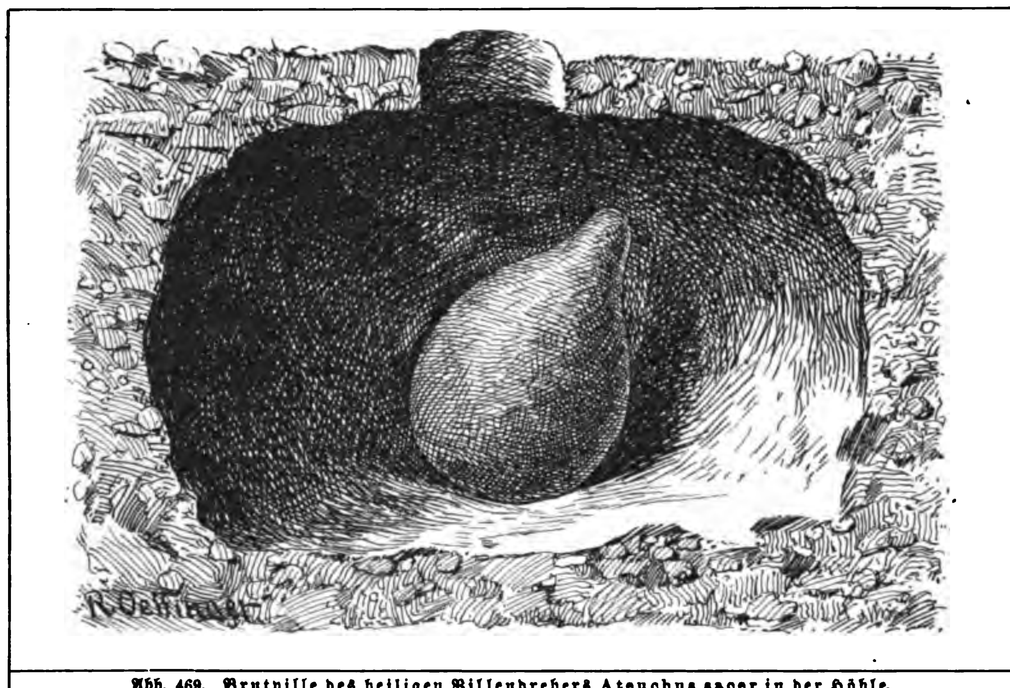


Abb. 469. Brutpille des heiligen Pillendrehers Ateuchus sacer in der Höhle. Nat. Größe. Orig.

sozialer Insekten, bei deren Besprechung wir noch einmal auf das hier behandelte Problem zurückkommen werden. Hier wollen wir zunächst die Art und Weise besprechen, in welcher gewisse solitäre Wespen und Bienen die Nahrungsvorräte einsammeln. Zunächst sei hervorgehoben, daß zum Unterschied von den vorhin geschilderten Brutpflegegewohnheiten der Käfer bei ihnen fast ausschließlich die Weibchen an der Brutversorgung beteiligt sind. Nur bei einigen (nordamerikanischen) Raubwespenarten der Gattung Trypoxylon haben die Peckhams beobachtet, daß das Männchen das Nest bewachte und verteidigte, auch einmal einem Weibchen die herangeschleppte Beute abnahm.

Die solitären Wespen und Bienen unterscheiden sich insofern, als erstere ihre Larven von tierischer, letztere von pflanzlicher Kost ernähren. Die sogenannten Raub- oder Mordwespen (Pompilidae und Sphegidae) und ihnen ähnlich die solitären Faltenwespen (z. B. Eumenes, Odynerus u. a.) töten oder lähmen Tiere, und zwar Insekten und Spinnen, durch ihren Stich und bringen sie in Höhlen oder sonstige Verstecke, worauf sie an den Kadavern ihre Eier ablegen. Dann werden die Höhlen geschlossen, und in ihnen entwickeln sich die Larven bis zur Verpuppung. Die aufgespeicherte Nahrung reicht aus, um die Larven während ihrer Wachstumsperiode zu versorgen. Die hierher gehörigen Wespenarten sind von vielen Naturforschern bei ihrer Tätigkeit beobachtet worden. Die komplizierten Handlungen, die sie ausführen, haben zu mancherlei Erörterungen über die geistigen Fähigkeiten der Tiere Anlaß gegeben. Ammophila sabulosa, eine bei uns auf trocknen Hügeln, an Kieferwaldrändern usw. häufige Form, baut eine Höhle von einigen Zentimetern Tiefe und $1/_3$ cm Weite. Sie gräbt hauptsächlich mit den Vorderbeinen und kommt von Zeit zu Zeit aus der Höhle heraus, um den ausgegrabenen Sand, der, um die Mündung angehäuft, das Nest räuberischen oder parasitierenden Tieren verraten müßte, in der Umgebung zu zerstreuen. Jede Portion Sand trägt sie zwischen der mit langen Borsten versehenen Unterseite des



Abb. 410. Ammophila sabulosa, eine Raupe von Sphinx ligustri zu ihrer Höhle schleppend; die Höhle zum Eintragen frisch geöffnet. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

Kopfes und den mit Stacheln besetzten Vorderbeinen, um sie während eines kurzen Rundflugs in der Umgebung des Höhleneingangs fallen zu lassen. Andere Formen leisten dieselbe Arbeit durch Grabbewegungen der Beine und des Hinterleibs; bei manchen ist die Rückenseite des sechsten Abdominalsegments zu einem Schild, dem sog. Pygidialfeld, umgebildet, welches vor allem beim Bau der Zwischenwände in vielzelligen Bauten dient.

Ist Ammophila mit dem Bau ihres Schachtes fertig, so verschließt sie ihn mit einem Hölzchen, Steinchen, Blättchen oder dgl. provisorisch, während sie auf die Jagd geht. Jedesmal, wenn sie auszieht, neue Jagdbeute in die gleiche Höhle zu holen, verschließt sie sie in sorgfältigster Weise. Diese Vorsicht gebrauchen nicht alle Ammophila-Arten; so läßt Ammophila holosericea in Südfrankreich, eine Art, die nach Fabre fünf Raupen in jede Bruthöhle fängt, bei den Jagdausflügen ihre Zelle offen stehen. Eine Ammophila, welche auf der Jagd ist, sieht man in der Nähe von Sträuchern hin und herschweben, bis sie auf einem Blatt eine Raupe entdeckt. Sie nähert sich ihr, die bald unruhig wird und durch schlängelnde Bewegungen, auch eventuell dadurch, daß sie sich vom Blatte fallen läßt, dem Räuber zu entrinnen sucht. Mit großer Geschicklichkeit stürzt dieser sich aber über sie, packt sie mit seinen derben Kiefern in der Nackengegend und versetzt ihr mit seinem Giftstachel mehrere Stiche in ihre Bauchganglien, oft eben soviele, als sie Körperringe besitzt. Indem die Stiche in das Bauchmark eindringen, lähmen sie das Opfer. Eine Zeitlang nahm man an, daß die Opfer aller Raubwespen stets durch den Stich nur gelähmt würden, und daß dies für die Larven der Raubwespen einen großen Vorteil bedeute, indem sie sich von einer bewegungslosen, aber lebenden und daher nicht faulenden oder vertrocknenden Beute ernährten. Umfassendere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß die Opfer in sehr vielen Fällen, und zwar besonders bei den niederen Raubwespen, so Crabro- und Bembex-Arten, durch den Stich getötet werden, und daß die toten Tiere in ebenso ausreichender Weise die Larven ernähren als die lebenden, gelähmten Opfer. Bei anderen Arten werden die Beutetiere teils getötet, teils gelähmt, und es scheinen nur die höchst angepaßten Formen zu sein, bei denen mit großer Sicherheit eine prompte und nicht allzulang nachhaltende Lähmung der Larvennahrung durchgeführt wird. Manche Formen haben dabei eine große Geschicklichkeit, durch den Panzer des Opfers hindurch gerade die wichtigen Nervenzentren zu treffen. So gibt Fabre hierfür erstaunliche Beispiele insbesondere bei den spezialistischen unten erwähnten Cerceris-Arten an, welche die wehrlosen Käfer in die konzentrierten Brustganglien stechen.



Abb. 471. Bau einer Cercoris, welche als Beute zahlreiche Fliegen einer Art eingetragen hat. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

Hat die Ammophila einen Raub erbeutet, so schleppt sie ihn zu ihrem vorher angelegten Bau. Das ist eine sehr mühsame Arbeit, denn oft ist die Raupe größer und schwerer als die Wespe. Stundenlang dauert es oft, bis sie sie in die Nähe der selbstgegrabenen Grube geschafft hat (Abb. 470). Dabei weist die Wespe einen außerordentlich entwickelten Ortssinn auf. Sie hat offenbar Erinnerungseindrücke an die Umgebung ihres Loches und wird durch Änderungen, die wir etwa experimentell in der Umgebung des Loches anbringen, sehr bei ihrem Tun gestört. Hat sie aber, wie das normalerweise der Fall ist, nach einiger Zeit ihr Loch wiedergefunden, so trägt sie die Raupe hinein, sammelt noch einige weitere dazu, legt ein Ei ab und verschließt dann auf das sorgfältigste die Zelle mit Sand, eventuell in den Verschlußpfropfen einige größere Steinchen einfügend. Durch herbeigescharrte Stückchen von Holz, Baumrinde, Moos, Flechten, Sand, Erde usw. macht sie die Mündungsregion ihres Baues dem umgebenden Erdboden so ähnlich wie möglich. Nicht alle Raubwespen bauen zuerst eine Höhle und gehen dann auf die Jagd nach Beute. Viele Formen fangen zuerst ein Insekt oder eine Spinne, legen diese dann am Boden nieder oder hängen sie quer über die Gabelung eines Kraut- oder Strauchästchens, während sie die Höhle graben (Arten von Psammophila und Pompilus). Andere Arten bedecken, während sie bauen, ihr Opfer mit Sand und Steinchen (Pompilus plumbeus).

Die Eier werden an bestimmte Stellen der eingesammelten Larven abgelegt, meist in die Nähe der Stichwunde; man vermutet, daß dadurch erreicht wird, daß die besonders in dieser Region gelähmte Beute nicht so bald zu Bewegungen gereizt wird, welche die zarte Larve zerdrücken oder sonstwie beschädigen könnten. Ähnlich wie die Ammophila bauen und sammeln eine große Anzahl von Wespenarten, z. B. aus den Gattungen Pompilus, Bembex, Sphex, Cerceris, usw. Auch die großen tropischen Mordwespen, die wir in dem Kapitel über Mimikry als Vorbilder aller möglichen anderen Insekten beschrieben haben, verfahren genau ebenso. Nur sammeln jene großen tropischen Formen ziemlich große Beuteobjekte ein, z. B. große Heuschrecken, Spinnen u. dgl., während unsere kleineren Vertreter Fliegen, Raupen, Spinnen und allerhand andere Arthropoden kleineren Formates bevorzugen. Sehr interessant ist die Tatsache, daß viele dieser Raubwespen reine Spezialisten sind, indem sie für ihre Larven immer nur eine bestimmte Tierart als Nahrung einsammeln (Abb. 471). Die Scolia- und Tiphia-Arten stechen nur die Larven von Blatthornkäfern an, die Pompiliden nur Spinnen, die Ammophila-Arten nur Schmetterlingsraupen, Sphex fängt Orthopteren, Bembex Fliegen, die Psen-Arten Blattläuse, Clarion Schaben (Blattidae). Manche Cerceris-Arten verfolgen nur ganz bestimmte Käferarten, und zwar Rüssel- und Prachtkäfer, so Cerceris bupresticida.



Abb. 472. Lehmwand an der Brennerstraße bei Patsch von unzähligen Bauten solitärer Bienen und Wespen durchsetzt. Orig. Photographie nach der Natur.

Ja Philanthus apivorus erbeutet nur Honigbienen, Cerceris tuberculata nur den Rüsselkäfer Cleonus ophthalmicus. Nach Fabre fängt Sphex occitana für jede Larve ein Weibchen der Heuschrecke Ephippigera vitium. Die Mutilliden und Scoliaden bauen keine eigenen Nester, sondern suchen Beute auf, die selbst versteckt lebt. So entwickeln sich Mutillen in Nestern von Hummeln und solitären Apiden auf Kosten von deren Larven, und Scolia-Arten graben sich in die Erde bis zu dort hausenden Käferlarven, z. B. von Cetonia, die sie durch ihren Stich lähmen, und an welche sie ihr Ei ablegen. Pompilus-Arten verfahren in ähnlicher Weise mit Spinnen in deren eigenen Netzen, während einige Pompiliden insofern einen Fortschritt zeigen, als sie die Spinnen in kleine natürliche Höhlungen tragen. Andere Formen beginnen schon einfache Höhlen selbst zu graben. Die meisten Raubwespen graben aber für jedes Ei eine eigene Höhle oder errichten für jedes einen abgegrenzten Raum, in welchem das Ei und die für dasselbe notwendige Nahrung untergebracht werden. Manche Formen errichten Hauptkanäle mit von diesen abzweigenden Nebenzellen, z. B. Arten von Sphex; einfache und verzweigte Bauten werden auch in natürlichen oder selbstgegrabenen Höhlen in Zweigen und Ästen und anderem Holzwerk angelegt (Abb. 471). Manche Arten bauen auch in einem Schacht in linearer Aufeinanderfolge eine größere Anzahl von Zellen, die sie durch Zwischenwände trennen. Und schließlich gibt es Arten, speziell in der Gattung Pelopoeus, welche aus Lehm freistehende Bauten mit mehreren, nebeneinander angeordneten elliptischen Zellen an Bäumen, Felsen, Mauern errichten, die sehr an diejenigen der später zu besprechenden Mörtelbienen (S. 584) erinnern. Alle die genannten Raubwespen sammeln nur tierische Nahrung für ihre Brut.

Es ist dies um so merkwürdiger, als diese Tiere für ihre eigene Ernährung von ihren räuberisch. · Instinkten keinerlei Gebrauch machen. Sie leben vielmehr selbst von Blütenprodukten. Wir haben sie ja schon früher in den Anfangskapiteln dieses Buches als Blütenbesucher erwähnt.

Damals haben wir als Blütenbesucher vor allem die Apiden besprochen und unter ihnen den solitären Formen unsere besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Jene sind es nämlich, welche uns alle Übergangsstufen in der Ausbildung der Sammelapparate für Pollen und Honig kennen lehrten. Aller Pollen und der größte Teil des Honigs, den wir jene

Tierchen einsammeln sahen, dient nun nicht der eigenen Ernährung, sondern der Versorgung der Brut. Alle die damals besprochenen Bauch-, Schenkel- und Schienensammler tragen die eingesammelten Vorräte in Bauten, die in ganz ähnlicher Weise angelegt sind wie die der vorhin besprochenen Wespen; und auch hier werden Eier an den Nahrungsvorrat abgelegt, worauf die Verstecke sorgsam verschlossen werden. In welcher Weise die solitären Bienen beim Bau ihrer Nester verfahren, und wie die Brutpflege bei ihnen abläuft, das wollen wir erst später erörtern, da ihre Lebensgewohnheiten uns die geeignetste Überleitung zur Betrachtung der sozialen Insekten bieten werden. Die Brutpflege der letzteren soll auch erst dann im Zusammenhang mit ihren übrigen Lebensgewohnheiten betrachtet werden. Hier wollen wir nur in Kürze auf die verschiedenen Bauten eingehen, welche die solitären Bienen zur Unterbringung ihrer Brut herstellen. Ähnlich, wie wir es vorhin von Ammophila gehört haben, fertigen viele von ihnen röhrenförmige Gruben an, die entweder in weiche Erde oder in harten Ton und Lehm gegraben werden. Mit Kiefern und Beinen leisten da die so zart aussehenden Tiere eine sehr erhebliche Arbeit. Oft werden die Höhlen mit größter Sorgfalt geglättet, und vor allem die Verschlußpfropfen sind oft sehr kunstvoll angefertigt, vielfach von sehr großer Festigkeit. Besonders bei Formen, die in weichem, leicht nachstürzendem Material arbeiten, werden die Wände der Grube nicht selten mit Stückchen von Blumenblättern oder grünen Blättern austapeziert. Das tun z. B. Arten der Gattung Osmia und Megachile. Andere Formen tapezieren und glätten die Wände ihrer Schächte mit aus ihren Speicheldrüsen produziertem Schleim aus. Löß- und Lehmwände im Kaiserstuhl, im Elsaß, an der Brennerstraße, in Südtirol findet man oft von den Nestlöchern der solitären Bienen und ähnlich bauender solitärer Raubwespen geradezu siebartig durchlöchert (Abb. 472). Viele Formen graben ihre Schächte statt in den Erdboden in Pflanzenteile. Am leichtesten tun sich dabei solche Formen, welche in hohlen oder markhaltigen Stengeln hausen. Das ist z. B. bei vielen Arten der Gattung Osmia und Colletes der Fall. Sie lieben die dürren Stengel von Brombeeren, Hollundern, Rosensträuchern. Die Arbeit, die sie da beim Nagen eines Eingangs und beim Glätten und Säubern des Hohlraums zu leisten haben, ist oft eine ziemlich geringe. Ja, manche Osmia-Arten suchen mit Vorliebe natürliche Hohlräume zum Anlegen ihrer Bauten auf, so z. B. von anderen Bienen und Wespen verlassene Bauten oder Schneckenhäuser. Ja, ich habe selbst einmal Gelegenheit gehabt, einige sehr merkwürdige Beispiele der Bautätigkeit von Osmia-Arten zu beobachten. In einem Landhaus im Isartal bei München war ein kleines Badehaus im Garten, in welchem für eine Douche eine Zuleitung durch Gummischläuche angebracht war. Die Schläuche, welche schnell erhärteten und durchlässig wurden, mußten immer bald durch neue ersetzt werden. Die alten wurden dann über Nägel an die Außenwand des Bretterhäuschens gehängt. Dort bildeten sie bald das beliebte Ziel zahlreicher Mütter von Osmia-Arten, vor allem Osmia cornuta, welche ihre Zellen in langen Reihen in den Gummischläuchen bauten, wovon Abb. 473 ein Beispiel gibt. Vielfach sieht man dieselben Arten, die gegebenfalls einen in der Natur sich dar-


Abb. 473. Bau von Osmia cornuta in einem Gummischlauch. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

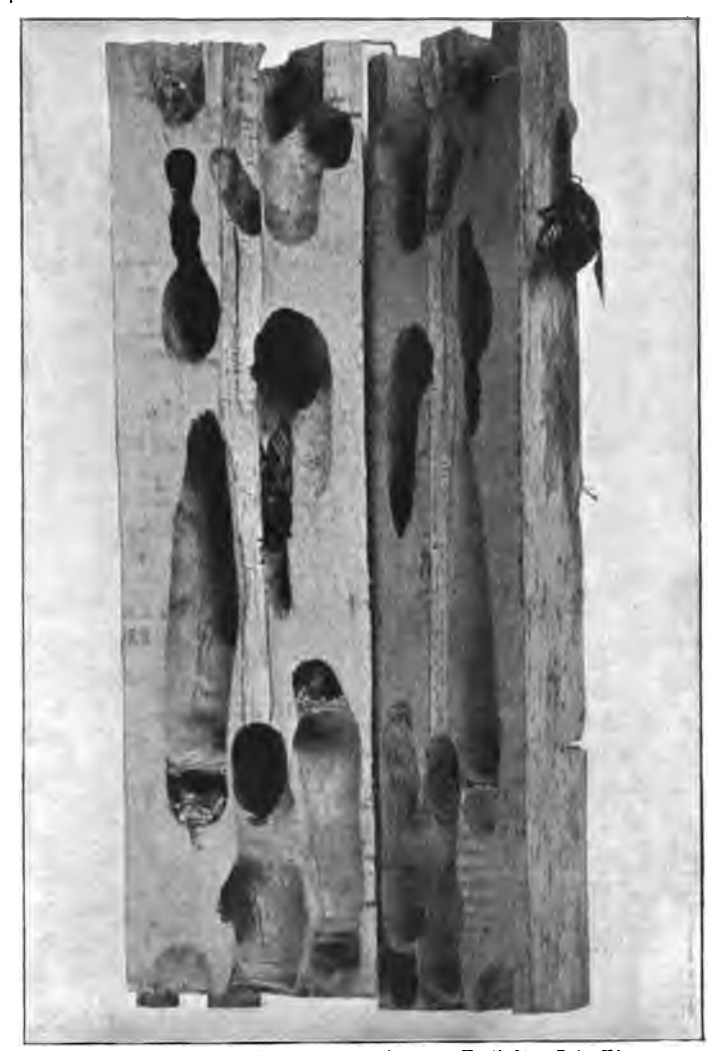


Abb. 474. Bau von Xylocopa violacea. Verkl. 1/2. Orig.-Photographie eines Exemplars in der Münchner Staatssammlung.

bietenden Hohlraum für die Anlegung des Nestes benützen, unter andern Umständen sich ein eigenes Nest in hartes Material graben. Das ist besonders bei denjenigen Formen der Fall, die eigene Anpassungen für diesen Zweck besitzen. Eine Bienengattung, die in den Tropen und Subtropen sehr verbreitet ist, von der zahlreiche Arten im Mittelmeergebiet vorkommen, während eine einzige Form bei uns in den wärmeren Gegenden von Deutschland lebt und im Rheintal bis in die Gegend von Frankfurt vordringt, die Gattung Xylocopa, fertigt komplizierte Bauten in hartem Holz an. Ihre Bauten, wie diejenigen der meisten vorher erwähnten Formen, bestehen aus linear aneinander geordneten Reihen von Zellen. Jede Zelle ist von der nachfolgenden durch eine Zwischenwand getrennt. Bei Xylocopa wird die Zwischenwand aus Holzmehl angefertigt, welches die Bienen beim Bau der Röhre herausgenagt und dann mit Speichel zu einem rasch erhärtenden Brei angemacht haben. Die Osmia-Arten sowie die meisten andern in Erde bauenden Formen verwenden zu diesem Zwecke Erde, Lehm oder andere mineralische Substanz. Jede solche Zelle stellt eine Brutkammer dar, in welcher eine Larve mit der ihr zukommenden Nahrungsmenge untergebracht ist und sich später verpuppt. Die linearen Bauten, welche noch vollkommen an diejenigen der solitären Raub- und Faltenwespen erinnern, stellen einen primitiven Bautypus dar; er ist bei den niedrigsten Bienen vertreten, so bei Prosopis und Colletes, aber auch bei höheren Formen, wie Osmia und Megachile, bei denen er charakteristische Weiterbildungen erfahren hat. Bei den niederen Formen, wie Prosopis und Xylocopa, sind die Trennungswände zwischen den Zellen noch aus demselben Material gefertigt, aus welchem die ganze Höhle ausgegraben wurde. Bei den höheren Formen wird aber zum Austapezieren der Zellen und zum Bau der Trennungswände fremdes Material herbeigeschafft, also z. B. Lehm in eine Holzröhre.

Manche Hymenopteren bevorzugen glänzende Quarzstückchen, auffallende Schnecken-

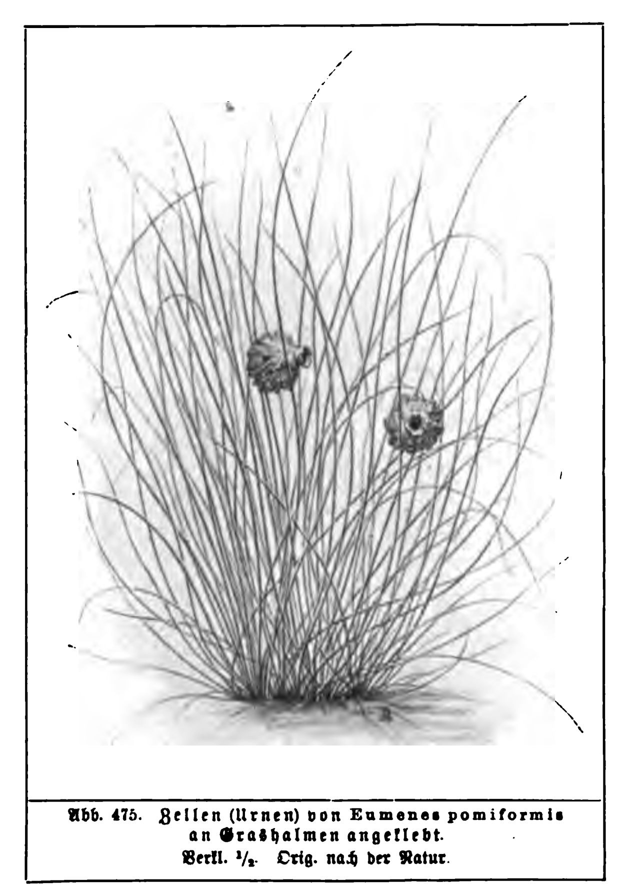


Abb. 475. Zellen (Urnen) von Eumenes pomiformis an Grashalmen angeklebt. Verkl. 1/2. Orig. nach der Natur.

schalen und deren Trümmer als Baumaterial, so die Faltenwespe Eumenes amadei nach Fabre. Es gibt auch manche Formen, welche nur freistehende vereinzelte Zellen bauen, oder welche solche Zellen parallel nebeneinanderstellen. Letztere beiden Erscheinungen treten uns vor allem bei solchen Wespen und Bienen entgegen, die das ganze Nest frei aus irgendeinem Baumaterial aufmauern. So kleben die Wespen aus der Gattung Eumenes urnenförmige Zellen, die sie vollkommen aus Sand und kleinen Steinchen mit Speichel verklebt, erbauen, an Grashalme an (Abb. 475). Die Urne wird mit Nahrung gefüllt und dann verschlossen. Dabei ist es ganz interessant, daß manche Eumenesarten Honig einsammeln, wie z. B. E. coarctata, während E. pomiformis kleine Räupchen in ihre Urnen trägt. Die ganze Gruppe der Masaridae oder Honigwespen besteht aus Faltenwespen, die in ihre Erdbauten Honig als Larvenfutter eintragen. Einige Gattungen, wie z. B. die Mauerbiene Chalicodoma und die Wespe Pelopoeus, bauen sehr feste, oft faustgroße Bauten aus harter Lehmmasse. Die Nester bestehen aus einer größeren Anzahl, vier bis acht nebeneinanderliegender Zellen; ihr Aufbau erfordert eine beträchtliche Arbeitsleistung des Tieres, welches oft den feuchten Lehm eine weite Strecke weit transportieren muß. Auch einige der in Löß- und Tonwände bauenden Bienen- und Wespenarten (z. B. Hoplomerus spinipes, H. melanocephalus) üben noch eine besondere Bautätigkeit aus, indem sie an ihren Nestern röhrenförmige, nach unten gekrümmte Vorbauten anbringen, welche Raubinsekten, anderen Eindringlingen sowie dem Regen den Zugang erschweren sollen, nach Adlerz aber keine Bedeutung in dieser Hinsicht haben, da Goldwespen häufig durch sie eindringen; da die aus kleinen Kügelchen des ausgegrabenen Materials bestehenden, oft zierlich durchbrochenen Röhren nach Fertigstellung und Füllung der Zellen wieder abgebrochen werden, so stellen sie wohl nur eine interimistische Niederlage des Baumaterials dar. Viel großartigere Bautätigkeit werden wir im übernächsten Kapitel bei Besprechung der sozialen Insekten zu erörtern haben.

Während die niederen solitären Bienen vorwiegend Pollen einsammeln, den sie nur mit Honig befeuchten, spielt bei den höheren Formen der Nektar als Larvennahrung eine immer größere Rolle. Bei manchen Formen wird dem Nektar noch etwas Pollen beigemischt, bei den sozialen Formen werden aber beide Blütenprodukte mehr und mehr getrennt aufgespeichert.

4. Versorgung und Bewachung der abgelegten Eier.

Unter den wirbellosen Tieren sind Fälle elterlicher Fürsorge für die abgelegten und befruchteten Eier sehr selten. Wir werden allerdings später sehen, daß die ganze Entwicklung der Insektenstaaten auf der fortgesetzten Sorge um die Nachkommenschaft beruht. Ferner werden wir in einem der nächsten Abschnitte zahlreiche wirbellose Tiere kennen lernen, welche ihre Eier und die sich aus ihnen entwickelnden Embryonen lange Zeit an oder in ihrem Körper tragen und z. T. auch durch besondere Funktionen zu ihrem Gedeihen beitragen. Abgesehen von ihnen finden wir aber im Reich der Wirbellosen fast stets, daß Vater und Mutter die abgelegten Eier sich selbst überlassen, ja, daß sie oft vor dem Ausschlüpfen der Brut selbst ihr Leben gelassen haben. Ein charakteristisches Beispiel von Brutpflege wird allerdings von einem der höchststehenden marinen wirbellosen Tiere beschrieben. Es ist dies der achtarmige Meerpolyp nebst den übrigen Arten der Gattung Octopus und ihren Verwandten, bei denen das Weibchen die abgelegten und an eine Unterlage angeklebten Eier bewacht, wobei es aus seinem Trichter stets einen frischen, sauerstoffhaltigen Wasserstrom den Eiern zuleitet. Unter den wirbellosen, landbewohnenden Tieren sind wohl die Spinnen die bekanntesten Vertreter mütterlicher Fürsorge. Wir wollen hier noch nicht auf die Formen eingehen, welche ihre Eierpakete stets mit sich herumschleppen. Die werden wir erst später in anderem Zusammenhang betrachten. Aber nicht wenige Spinnen bewachen ihre Eierkokons, die sie in der Nähe ihres Wohnortes oder in ihrer Wohnröhre selbst eingesponnen haben, auf das eifersüchtigste. Die Abbildung der Tapezierspinne (S. 332) zeigt uns auch das Eierpaket in der Wohnröhre des Tieres. Auch die wasserbewohnenden Spinnen, so Argyroneta, bewachen die in ihrer Wohnglocke untergebrachten Eier.

Hier schließt sich auch die Brutversorgung der Gliederspinnen aus der Klasse der Solifugen an, welche Heymons bei Galeodes caspius Bir. beobachtet hat. In dem harten Boden der turkestanischen Steppe bohren diese Tiere Gänge bis zu 20 cm Länge, deren Hauptteil meist horizontal verläuft und mit einer erweiterten Kammer endigt. Die befruchteten Weibchen graben diese Gänge hauptsächlich mit Hilfe ihrer Cheliceren und schaffen mit den Beinen das Erdmaterial aus dem Gang heraus. Nachts legen sie ihre Eier, etwa 100 an der Zahl, in einem Haufen ab. Die Entwickelung der Embryonen ist bei der Ablage so weit fortgeschritten, daß nach 24—48 Stunden die jungen Tiere zum Vorschein kommen. Die Mutter verharrt fastend und sehr apathisch bei den jungen Tieren, bis diese nach fünf Wochen die Höhle verlassen und sich zerstreuen, ohne besondere Pflege oder Schutz von der Mutter genossen zu haben. Zu gleicher Zeit verläßt auch diese ihr Loch und fängt wieder zu fressen an. Auch die Weibchen der Ohrwürmer (Forficula) verharren bis zu ihrem Tode bei den abgelegten Eiern; bei der Maulwurfsgrille „stirbt das Weibchen nicht sofort nach der Eiablage, sondern verbleibt häufig in der Nähe des Nestes in einem von dem zuführenden Gange senkrecht abgehenden, 10—30 cm tiefen Schachte als ‚Wache'" (Judeich-Nitsche).

Viel zahlreicher sind nun die Beispiele, welche uns die Wirbeltiere für die Erscheinungen der Brutversorgung darbieten. Während man früher vielfach glaubte, daß die Fische sich um ihre Nachkommenschaft nicht kümmerten, sind neuerdings sogar eine sehr große Menge von brutpflegenden Fischen bekannt geworden. Und zwar handelt es sich dabei sowohl um marine Formen als auch um Süßwasserbewohner. Letztere sind allerdings wegen der leichteren Erreichbarkeit meist in ihren Brutpflegegewohnheiten etwas genauer erforscht. Es kommt bei den Fischen auffallend häufig vor, daß das Männchen ausschließlich die Geschäfte der

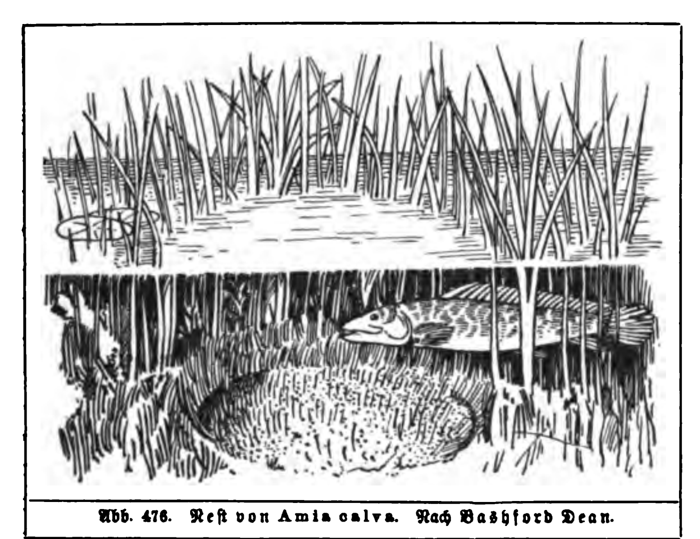


Abb. 476. Nest von Amia calva. Nach Bashford Dean.

Brutpflege übernimmt. Sehr oft muß das Männchen sogar die Eier und die jungen Tiere gegen die kannibalischen Gelüste der Weibchen verteidigen. Nur bei einer ganz geringen Anzahl der Arten, bei denen die Brutpflege genauer studiert ist, sind es die Weibchen, welche allein die Eier bewachen und verteidigen. Eine dieser Ausnahmen ist unter unsern einheimischen Süßwasserfischen das Moderlieschen (Leucaspius delineatus Sieb.). Ebenso sind die Fälle nicht allzuhäufig, in denen die Männchen und Weibchen gemeinsam die Brutpflege besorgen. Der Zwergwels (Ameiurus nebulosus Le Sueur) ist ein Beispiel für gemeinsame Brutpflege, ebenso wie die nordamerikanischen Sonnenbarsche, unter denen wir die Arten Eupomotis gibbosus (L.) und E. megalotis (Rafin.) hervorheben. Sonst ist in der Mehrzahl der Fälle das Fischmännchen an allen Geschäften, die zur Brutpflege gehören, vorwiegend beteiligt. Merkwürdigerweise sind vielfach die brutpflegenden Männchen erheblich kleiner als die zugehörigen Weibchen.

Schon unter den niederen Fischen, unter den Ganoiden, finden wir ein charakteristisches Beispiel für Brutpflege des Männchens in der nordostamerikanischen Amia calva. Im April und Mai fertigt das Männchen am Boden der Seen und Flüsse ein kreisrundes Nest, hauptsächlich durch Beseitigung der dort wachsenden Wasserpflanzen, welche mit dem Maul abgebissen werden (Abb. 476). Alle Pflanzenteile und anderen Partikel werden sorgfältig weggetragen, so daß die Sonne gut von oben in das Nest hineinscheinen kann. Durch die Wasserpflanzen wird ein Zugang zu dem Nest gebahnt und freigehalten, und nachdem die Eier auf dem Grunde der Grube abgelegt worden sind, bleibt das Männchen in diesem Gang oder über dem Nest, indem es alle gefahrbringenden Tiere angreift und vertreibt und mit Schwanzschlägen sowie durch eigene Atembewegungen einen Wasserstrom über den Eiern erzeugt. Bei Amia beschränkt sich die Sorge des Vaters nicht auf die Eier, sondern sie erstreckt sich auch auf die Larven und Jungfische. Vier Monate lang folgen diese in einem Schwarm ihrem Vater, der sie stets eng zusammenhält und mit höchster Aufmerksamkeit für ihre Sicherheit besorgt ist. Er sucht sie immer bei drohender Gefahr an sichere Orte zu treiben, und wenn er sie nicht in Sicherheit bringen kann, so hält er selbst einem ihm überlegenen Gegner tapfer stand. Der Lungenfisch Protopterus baut nach Budgett am Gambia auch ein Nest in Form eines tiefen Loches am sumpfigen Rand des Wohngewässers, das einen Zugang über Land hat. Das Weibchen legt dort die Eier ab, die vom Männchen bewacht und durch Schwanzschläge mit lufthaltigem Wasser versorgt werden.

Die Gewohnheit, sehr einfache Nester, z. B. in Form von flachen, ovalen oder kreisrunden Gruben im Kies oder Sand des Grundes herzustellen, ist bei den Fischen weit verbreitet. Bei den vorhin schon erwähnten Sonnenbarschen stellt das Nest eine flache Schüssel im Sande dar, die vom Männchen durch Fächeln und Schlagen mit dem Schwanz herge-

stellt ist. Männchen und Weibchen bewachen Eier und Brut gemeinsam; die Jungen kehren drei Wochen lang abends ins Nest zurück, welches der Vater tagsüber säubert und herrichtet. An seine Pflichten wird er immer wieder von der Mutter gemahnt, die ihn direkt zum Nestplatz hintreibt. Sehr häufig werden die in Sand oder Kiesgruben untergebrachten Eier nach der Befruchtung mit Sand oder Kies zugedeckt. Das ist z. B. außer bei den Forellen und Lachsen, die ja ihre Eier sofort verlassen, bei manchen Welsen der Fall, die immerhin die Gegend des Nestes noch zu bewachen pflegen. Semon hat im Burnett River in Queensland beobachtet, daß ein Wels (Arius australis) Gruben von etwa 50 cm Durchmesser im Sandboden anfertigt und die in sie abgelegten Eier mit mehreren Lagen großer Steine bedeckt. Schon Aristoteles wußte, daß ein in Griechenland lebender Wels (Parasilurus aristotelis) Brutpflege treibt, an der ebenfalls nur das Männchen teilnimmt. Der in den kleinen Flüssen Nordamerikas, z. B. in Michigan häufige Semotilus atromaculatus, dessen Paarungsgewohnheiten wir oben geschildert haben, ist auch bei seinem Nestbau neuerdings genauer studiert worden. Auch er baut in dem rasch strömenden Wasser eine flache Grube, vor der sich ein Damm von Kieseln erstreckt und hinter welcher ein Sandwall angehäuft ist (Abb. 477). Beim Bau dieser Laichgrube nimmt wiederum das Männchen Steine direkt mit dem Maul vom Flußboden auf und häuft sie auf den Damm; in der Grube bringt es auch locker aufeinander liegende Steine an, in deren Zwischenräumen die abgelegten Eier ein gesichertes Versteck finden. Auch hier wird das Nest vom Männchen längere Zeit bewacht und verteidigt.

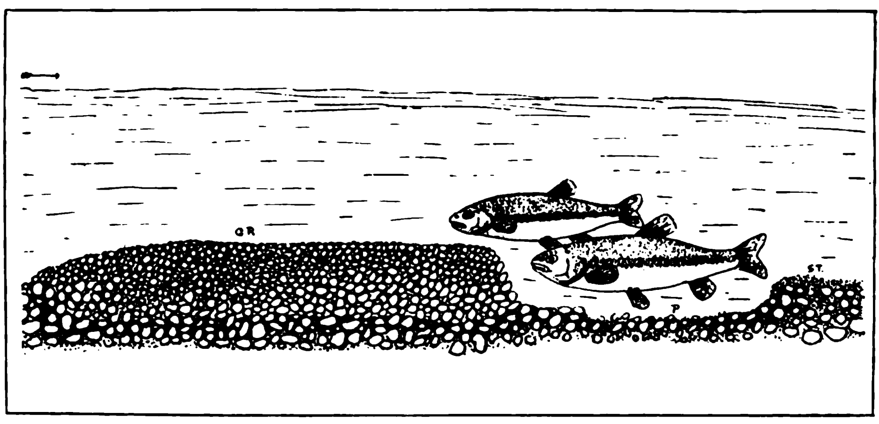


Abb. 477. Laichgrube von Semotilus atromaculatus. *GR* Steindamm, *P* Laichgrube, *ST* Sandhaufen; ⟶ Strömungsrichtung; oben Männchen, unten Weibchen. Nach Reighard.

Nicht selten sind bei den Fischen regelrechte Nester, die aus Pflanzenteilen hergestellt werden. So hat Budgett bei Gymnarchus, einem Mormyriden Westafrikas, ein schwimmendes Nest aus Gräsern entdeckt (Abb. 478). Es ist sehr groß, etwa 60 cm lang und



Abb 478. Nest von Gymnarchus niloticus. Nach Budgett.

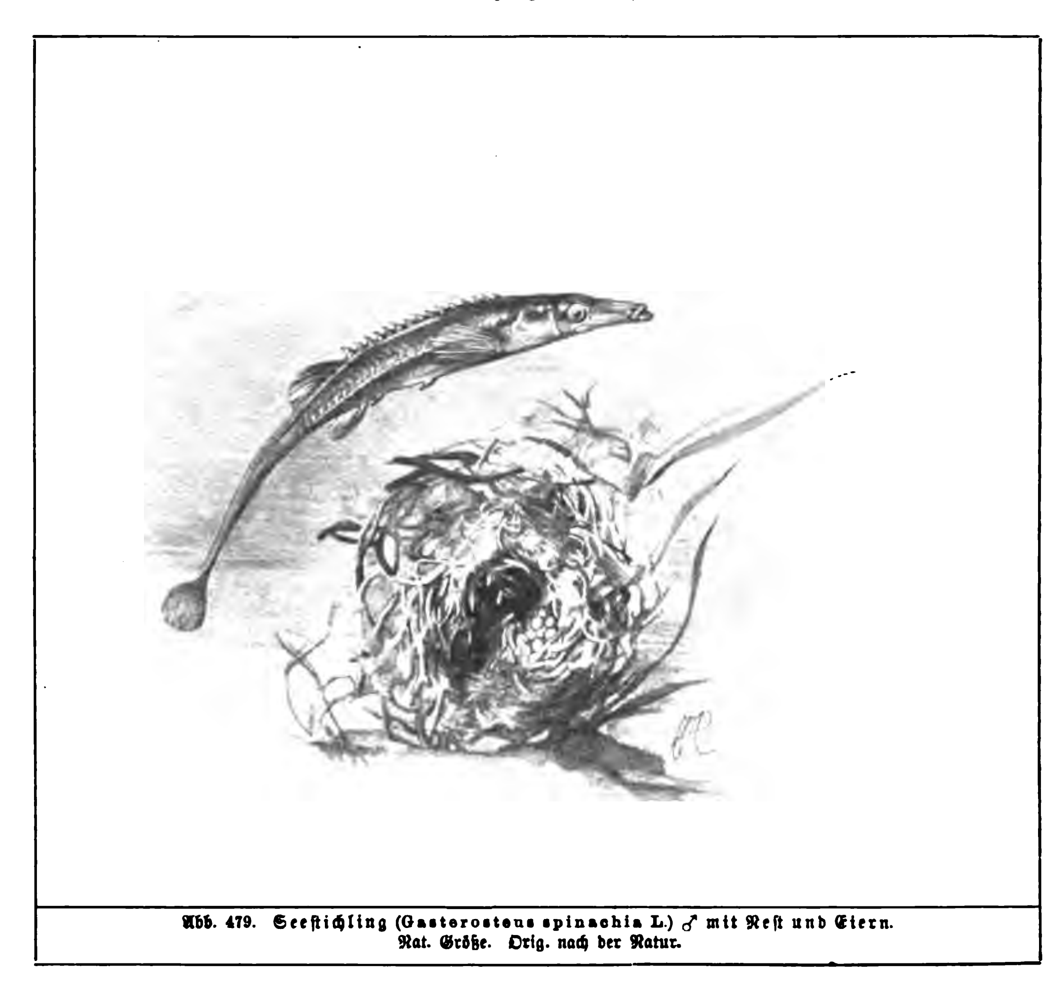


Abb. 479. Seestichling (Gasterosteus spinachia L.) ♂ mit Nest und Eiern.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

30 cm breit und ragt zum großen Teil aus dem Wasser heraus. Ein englischer Autor vergleicht es direkt mit dem Körbchen, in welchem Moses ans Ufer getrieben wurde. Auch die Osteoglossiden, so die Gattung Heterotis in Gambia, bauen Grasnester, die zum Teil enorm groß sind. Einer der bekanntesten Fische, der sein Nest aus Pflanzenmaterial baut, ist der Stichling. Die Baumethode der verschiedenen Stichlingarten, also unserer beiden Süßwasserstichlinge sowie des Seestichlings, ist dieselbe. Bei ihnen allen ist auch das Männchen allein der Baumeister, und es muß die Brut allein behüten und sogar gegen die Angriffe der Weibchen verteidigen. Ein Stichlingnest erinnert oft geradezu an ein Vogelnest. Vielfach sind Teile festgewachsener Pflanzen zusammengebogen und miteinander verflochten. Bei dem Seestichling (Gasterosteus spinachia) sind die einzelnen Teile des Nestmaterials mit einer klebrigen Substanz zusammengeheftet. Man kann direkt Fäden erkennen, welche die Teile des Nestes zusammenhalten. Diese Fäden bestehen aus einer gallertigen Substanz, die während der Fortpflanzungszeit nach den Untersuchungen von Möbius in der Niere des Fisches erzeugt wird und welche, sobald sie zu einem langen weißen Faden ausgezogen ist, erhärtet, während das Männchen bei der Bautätigkeit um das Nest herumschwimmt. Wie eine Spinne spinnt also der Seestichling das Material, mit dem er geradezu einen Kokon baut. Sobald das Nest fertig ist, treibt das Männchen sich ein oder mehrere Weibchen zu demselben und befruchtet die Eier in der früher beschriebenen Weise. Ein Drüsenprodukt dient auch bei

einigen, vielfach in Aquarien gehaltenen Süßwasserfischen zur Errichtung eines ganz eigenartigen Nestgebildes. Der Gurami (Osphromenus olfax (Comers.), der Kampffisch (Betta pugnax) sowie die Makropoden, die verschiedenen Arten der Gattung Polyacanthus, speziell P. opercularis (L.) var. viridiauratus (La.) bauen ganz eigenartige schwimmende Nester. Zu der Zeit, in der beim Weibchen die Ovarien anschwellen, produziert das Männchen in der Schleimhaut seiner Mundhöhle ein Sekret, welches es in eigenartiger Weise ausspeit. Dabei entstehen von einer schleimigen Hülle umgebene Luftblasen, die an die Oberfläche des Wassers aufsteigen. Mit Vorliebe richten es die Männchen so ein, daß die Masse der an die Oberfläche emporsteigenden und über dieselbe hervorragenden, sich verfestigenden Luftblasen sich unter einem Blatt ansammeln. Bei der Begattung hält sich das Pärchen meistens unter dem Nest auf. Sowie die Eier aus der Geschlechtsöffnung des Weibchens hervortreten, werden sie vom männlichen Samen befruchtet und steigen von selbst in das Nest auf. Sind sie heruntergesunken oder treiben sie im Wasser umher, so sammelt sie das Männchen in seinem Maul auf und speit sie in das Nest hinein. Das tut es auch in der Folge noch, wenn Eier aus dem Nest herausfallen; es bewacht sie sorgfältig, wenigstens während des ersten Teils ihrer Entwicklung. Sind die Larven etwas größer geworden, dann kommt es allerdings vor, daß das Männchen sich an seinen eigenen Nachkommen vergreift.



Abb. 480. Nest des gewöhnlichen Süßwasserstichlings (Gasterosteus aculeatus L.). Das Männchen treibt ein Weibchen in das Nest und besamt dessen Eier. Nat. Größe.

Wir haben bisher fast ausschließlich Süßwasserformen als Beispiele für Brutpflege und Nestbau der Fische geschildert. Es sei auch auf einige Beispiele unter den marinen Fischen hingewiesen. Bei den Gobiiden ist Brutpflege verbreitet. So baut das Männchen von Gobius minutus ein einfaches Nest, indem es eine Grube in den Sand wühlt und über dieselbe eine leere Muschelschale als Dach stülpt. Das Weibchen legt seine Eier, welche



Abb. 481. Eimasse des Toadfish (Opsanus = Batrachus tau (L.)). Von der atlantischen Küste von Nordamerika; angeklebt an einer leeren Schale von Pinna seminuda. Nach einer Photographie von Gudger.

klebrig sind, an die Unterseite der Muschelschale ab, das Männchen bleibt im Nest, indem es durch Bewegung seiner Brustflossen einen konstanten Wasserstrom erzeugt. Bei dem Lippfisch Labrus mixtus wird ein Nest aus zerbrochenen Muscheln und Seetang von Männchen und Weibchen gemeinsam gebaut. Ein gemeiner Fisch in der Nordsee ist der Butterfisch (Centronotus gunellus), welcher auf Tafel I abgebildet ist. Männchen oder Weibchen pflegen sich bei dieser Art um den Laichballen herumzuschlingen, wobei sie sich gern in Felsenhöhlungen oder leeren Muschelschalen aufhalten. Der Seehase (Cyclopterus lumpus) klebt seinen Laich in großen Massen in Felsenlöchern im Ebbegebiet an. Das Männchen bewacht die Eier bis zum Ausschlüpfen. Das Seehasenmännchen ist beobachtet worden, wie es Seesterne, Krabben und Mollusken, die auf den Laich krochen, von diesem entfernte und gefährliche Fischarten tapfer angriff. Ehrenbaum hat sogar feststellen können, daß ein Fischer, der den im Aquarium abgelegten Laich mit der Hand herausholen wollte, von dem Männchen so in den Finger gebissen wurde, daß er blutete. Auch hier verursacht das Männchen mit seinen Atembewegungen einen Wasserstrom über den Eiern. Der „Toadfish“ (Opsanus-Batrachus tau L.) der nordamerikanischen Küste ist in seinen Nistgewohnheiten von Gudger und anderen genau studiert worden. Die mit einer Art Haftscheibe der Schale an Muschelschalen, in Felsenlöchern, leeren Konservenbüchsen usw. anklebenden Eimassen rühren von mehreren Weibchen her (Abb. 481). Trotzdem ist es ein Männchen, das sie bewacht. Es greift Eindringlinge an, sucht sie zu beißen, stemmt sich fest an, wenn man es aus dem Nest zu nehmen sucht und weicht selbst bei sehr tiefer Ebbe nicht von dem Gelege. Die Jungen behütet es wie eine Glucke, verteidigt sie und beschützt sie unter seinen Brustflossen.

Nestbau und zum Teil Ansätze damit verbundener weitergehender Brutversorgung finden wir auch bei den Amphibien, allerdings fast nur bei den Froschlurchen. Ein brasilianischer Laubfrosch, von den Eingeborenen der Schmied genannt (Hyla faber), da seine Stimme wie Hammerschläge auf Metallplatten klingt, baut eigenartige Ringwälle in Tümpel, um darin seine Eier unterzubringen. Es ist das Weibchen, welches diese Bautätigkeit ausführt, wobei es seine flachen Schwimmfüße zum Glätten der Innenseite des Schlammwalles verwendet, während der Boden des 6—8 cm tiefen Beckens mit Bauch und Händen bearbeitet wird. In diesen etwa 30—35 cm im Durchmesser erreichenden Wallgruben sind die Eier und die Larven vor den Angriffen von Insektenlarven, Fischen usw. recht gut geschützt.

Während das Weibchen den Bau ausführt, sitzt ihm das Männchen auf dem Rücken. Auf das Nest des japanischen Frosches (Rhacophorus schlegeli) habe ich oben schon kurz hingewiesen. Bei dieser Art graben sich Männchen und Weibchen während der Umarmung gemeinsam in die Wand eines überschwemmten Reisfeldes ein. Hier höhlen sie eine Kammer aus, die, dadurch daß ihr Eingangtunnel zusammenstürzt, nach außen abgeschlossen wird. Das Weibchen erzeugt dann aus seiner Kloake eine schleimige Masse, die es mit Schlägen seiner Füße in einen Schaum verwandelt. Diese Masse dient den sich entwickelnden Larven als Schutz und zur Luftversorgung. Männchen und Weibchen verlassen nach der Befruchtung die Eier, indem sie einen neuen Gang graben, der schief hinunter zum Wasser führt. Wenn während der Entwicklung der Larven die Schleimkugeln geplatzt sind, liefern sie eine Flüssigkeit, die es den Larven erleichtert, auf dem gleichen Weg wie die Eltern ins Wasser zu gelangen. In ähnlichen Schaummassen bringen südamerikanische Frösche aus den Gattungen Leptodactylus und Paludicola ihre Eier in Löchern oder Steinen oder faulem Holz über der Wasseroberfläche am Rand von Tümpeln unter. Sie bauen keine geschlossenen Höhlen, sondern graben höchstens flache offene Gruben. Ihre Larven geraten meist durch Steigen des Wasserspiegels der Tümpel in das Wasser.

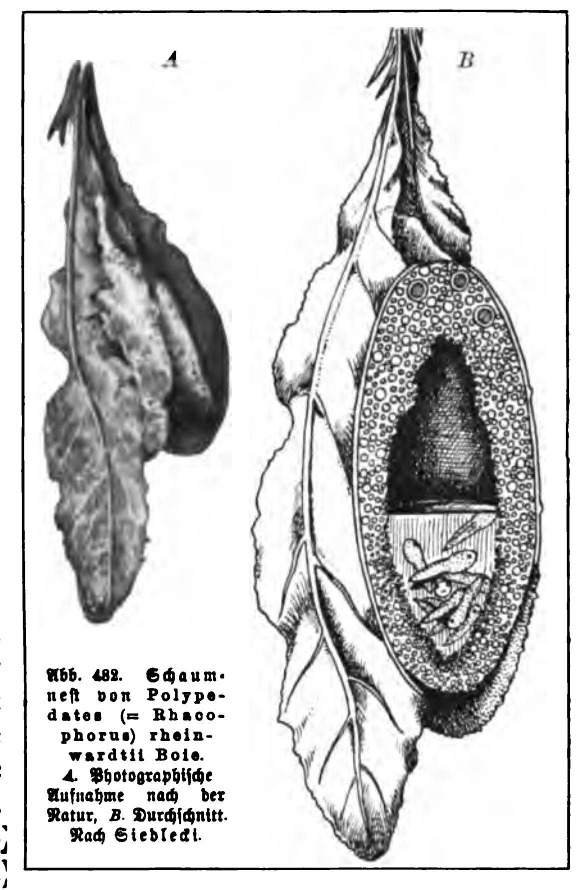


Abb. 482. Schaumnest von Polypedates (= Rhacophorus) rheinwardtii Boie. A. Photographische Aufnahme nach der Natur, B. Durchschnitt. Nach Siedlecki.

Solche Schleimnester sind überhaupt bei Fröschen tropischer Gegenden mit hoher Luftfeuchtigkeit nicht selten. Die Sarasins beobachteten ein solches bei dem Baumfrosch Rana everetti Blgr. in Celebes. Die Laubfrösche aus den Gattungen Phyllomedusa in Südamerika, Rhacophorus-Arten, so R. malabaricus in Indien, und Chiromantis im tropischen Afrika, machen Schleimnester auf Bäumen; sie kleben sie an ein Blatt an oder vereinigen mehrere Blätter mit ihnen. So klebt z. B. Phyllomedusa iheringi in Brasilien einige flache Blätter röhrenartig zusammen, um zwischen ihnen die Eier unterzubringen. Auch bei Polypedates (= Rhacophorus) rheinwardii Boie, dem indo-malayischen Flugfrosch, ist Eiablage und Bau des Schaumnestes genauer beobachtet worden. Nach Siedlecki werden ähnlich wie bei R. schlegeli, der japanischen Art, die Eier vom Männchen besamt, während des Weibchen unter der Umarmung des Männchens gleichzeitig mit den Eiern Schleim aus der Kloake austreten läßt. Dieser Schleim, der aus Mucin besteht, wird nach Ablage jedes einzelnen Eies durch Bewegungen der Beine von Männchen und Weibchen zu Schaum geschlagen. Der Schaum bildet einen Ballen, in dessen Innern die Eier dicht beieinander liegen, 60—90 an der Zahl. Die Eiablage findet auf Blättern statt, deren Ränder das Weibchen nach der Kopulation, nachdem sie den Schleimklumpen mit den Hinterbeinen zu einem ovoïden Ballen geformt

hat, umgebogen und an diesen angedrückt hat. Indem der Schleim allmählich erhärtet, verkleben mit ihm ein umgebogenes oder mehrere benachbarte Blätter (Abb. 482 A).

Aus den Eiern entstehen in vier bis fünf Tagen Kaulquappen. Während dieser Zeit werden die Eihüllen und die sie umgebenden Schleimschichten aufgelöst. Teils aus ihnen, teils aus dem Schleim der Nestwand stammt die wässerige Flüssigkeit, welche im Innern des Schaumnestes sich allmählich ansammelt. Hier ist, während die Außenhülle immer mehr erhärtete, ein Hohlraum entstanden; die Wand läßt die Flüssigkeit nicht durch. Unten in dem Hohlraum ist Flüssigkeit, über ihr Luft, die aus den Blasen des Schaums stammt, angesammelt (Abb. 482 B). Ebenso wie die Spermatozoen des Flugfrosches nur in dem Schleim leben, in Wasser zugrunde gehen, ertragen die Kaulquappen nicht eine Übertragung in Wasser, ehe sie nicht in der Flüssigkeit der Nestkammer eine Übergangszeit von mindestens 24 Stunden durchgemacht haben. Dann aber entwickeln sie sich normal weiter, wenn tropische Regengüsse sie aus dem Schaumnest heraus, meist zuerst auf den Boden, in kleine Lachen schwemmen, von wo aus sie erst darauf folgende Regenfälle in größere Wasseransammlungen bringen. In den ersten Tagen brauchen sie noch sehr wenig Wasser, fressen auch noch nicht, so daß sie alle Chance haben, diese Zwischenzeit zu überstehen. In den größeren Tümpeln dauert es noch wochenlang, ehe kleine Frösche aus ihnen werden. Die Laubfrösche aus der Gattung Hylodes, von der ich die bekannteste Form Hylodes martinicensis auf Martinique selbst beobachten konnte, legen ebenfalls ihre Eier in Paketen auf Bäumen, unter Steinen oder Moos, aber stets an sehr feuchten Plätzen, ab. Wie bei den vorher erwähnten Arten sind bei ihnen die Eier sehr groß und dotterreich. Aus ihnen entwickeln sich keine Kaulquappen, sondern fertige kleine Frösche, die beim Ausschlüpfen nur noch eine Spur eines Larvenschwanzes zeigen. Dieser, welcher sehr reichlich von Blutgefäßen durchsetzt ist und während der Entwicklung eine relativ bedeutende Größe erreicht, wird als embryonales Atemorgan gedeutet, da keine Spuren von Kiemen sich haben finden lassen. Die ebenfalls direkt sich entwickelnden Eier eines Frosches in Neuguinea, Phrynixalus biroi, werden allerdings im Wasser in Gebirgsbächen abgelegt, sind aber in einer wurstförmigen, durchsichtigen Hülle zusammen eingeschlossen, welche das Weibchen abgesondert hat.

Bei den Schwanzlurchen kommt Brutpflege der Art, wie wir sie bei Fröschen so vielfältig kennen lernten, sehr viel seltener vor. Autodax ist ein wehrhafter, kleiner kalifornischer Erdsalamander. Seine großen, dotterreichen Eier werden in Löchern unter der Erde abgelegt. Sie bilden ein ganzes Paket, jedes einzeln mit einem Stiel am Boden befestigt. Die Mutter oder beide Eltern halten sich in dem Erdloch auf, bis die jungen Salamander in fertig entwickeltem Zustand ausschlüpfen. Unterdessen sorgen die Eltern für die nötige Feuchtigkeit und wehren mit ihrem kräftigen Gebiß Feinde ab. Salamandrella keyserlingi, ein sibirischer Wassermolch, legt seine Eier in ähnlichen wurstförmigen Schleimhüllen ab, wie wir sie vorhin bei Phrynixalus biroi kennen gelernt haben. Bei den nordamerikanischen Landsalamandern aus der Gattung Plethodon hat man festgestellt, daß die Weibchen sich um ihr Eipaket herumringeln und es so bewachen. Auch bei den Riesensalamandern, dem japanischen Megalobatrachus maximus und dem nordamerikanischen Cryptobranchus alleghaniensis, werden die in Massen abgelegten Eierhaufen bewacht, und zwar vom Männchen, während bei Amphiuma, einem Bewohner der südöstlichen Vereinigten Staaten, das Weibchen diese Rolle übernimmt. Ähnliche Brut- bzw. Eierbewachung kommt bei den Coecilien vor. Wie die Vettern Sarasin in Ceylon festgestellt haben, findet man die dort häufige Blindwühle (Ichthyophis glutinosus) in Löchern im Erdboden, z. B. in Termitennestern, um ihre Eierpakete aufgeknäuelt.

Selten scheint eine eigentliche Brutpflege bei den Reptilien zu sein. Die meisten von ihnen verlassen die in Sand oder Erde oder unter Blättern meist in mehreren durch ent-



Abb. 483. Ostindische Riesenschlange (Python molurus) um ihr Gelege geringelt. Nach einer Originalskizze des Verfassers.

sprechendes Material getrennten Schichten untergebrachten Eier nach der Ablage. Immerhin ist es bekannt, daß die Krokodilweibchen z. B. von Crocodilus niloticus Laur. bei Nacht sich in der Nähe des Nestes aufhalten. Auch soll die Krokodilmutter die piepsenden Stimmen der jungen Krokodile in den Eischalen hören und sie einige Tage vor dem Ausschlüpfen aus dem Boden herauswühlen. Bei dem Madagaskarkrokodil (Crocodilus niloticus Laur. = Cr. madagascariensis Grand.) hat Voeltzkow ganz Entsprechendes beobachtet. Er sah das Muttertier auf der Grube schlafen und die befreiten jungen Tiere später zum Wasser führen. Die Eischalen öffnen die jungen Tiere selbst mit Hilfe ihres Eizahnes, eines eigenartigen Auswuchses auf der Nasenregion, welcher bald nach dem Ausschlüpfen verschwindet. Sie teilen diese Eigentümlichkeit mit den Schildkröten und vielen Vögeln. Der schwarze Kaiman (Caiman niger) Brasiliens bewacht ebenfalls seine unter einem Haufen von Buschwerk untergebrachten Eier bis zum Ausschlüpfen.

Bei einigen Riesenschlangen hat man eine gewisse Art von Brutpflege beobachten können, nämlich bei Arten der Gattung Python. Ich hatte selbst Gelegenheit, in Colombo im Jahre 1905 ein Exemplar von Python molurus zu studieren, welches dort kurz, nachdem es aus dem malayischen Archipel gefangen eingebracht worden war, über 100 Eier ablegte. Das Muttertier lag 11 Wochen lang um die Eier aufgeknäuelt, ohne in dieser Zeit irgend etwas zu fressen. Mitte Januar schlüpften die jungen Tiere aus; ich konnte aber zu meinem großen Erstaunen beobachten, daß sie abends in ihre Eischalen wieder zurückkehrten, um deren Haufen die Mutter immer noch aufgeknäuelt verharrte.



Abb. 484. Nest des großen Buntspechts (Dendrocopus maior) in einem aufgesägten Baumstamm. Männchen außen, Weibchen die Jungen fütternd. Verkl. 1/4. Orig. nach einem Präparat der Münchner Staatssammlung.

5. Nestbau und Brutgewohnheiten der Vögel.

Die kompliziertesten Vorbereitungen für die Versorgung der Eier und Brut treffen unter den höheren Tieren die Vögel. Die vielfältigen Methoden des Nestbaues haben seit jeher die Aufmerksamkeit der Naturbeobachter auf sich gezogen. Immerhin ist mehr über Form und Aussehen der Nester als über die bei ihrer Errichtung ausgeübte Tätigkeit bekannt geworden. Wir wollen zunächst einmal die verschiedenen bei den Vögeln vorkommenden Nesttypen betrachten. Manche Vögel bringen ihre Eier noch in einer ähnlich primitiven Weise unter, wie wir das bei den Reptilien kennen gelernt haben. Sie wühlen sie in Sand, Erde oder Pflanzenmaterial ein, wie wir das später z. B. von den Großfußhühnern zu erörtern haben werden. Andere Formen legen ihre Eier in natürliche Höhlungen, die sie in Felsen oder Bäumen vorfinden. Der goldschopfige Pinguin Catarrhactes chrysocome auf den Kerguelen nistet in Höhlen der Felsen, aber wenn solche nicht vorhanden sind, wie z. B. auf der Prinz Edwardsinsel, legt er sein einzelnes Ei offen auf einem kleinen Haufen von Steinen ab. Die Tropikvögel (Phaeton) nisten in Felsenlöchern

oder in Baumlöchern, und so finden wir überhaupt sehr viele Vögel, die keinen großen Unterschied zwischen verschiedenen Arten solcher natürlicher Höhlungen machen. Sturmvögel und einige Entenarten brüten in Erdgängen, manche Taucher bewohnen mit Vorliebe verlassene Kaninchenbauten, ja sie vertreiben manchmal sogar die rechtmäßigen Besitzer aus solchen. Vor allen Dingen, wenn wir die verschiedenen Vogelarten einer Gattung oder Familie betrachten, können wir feststellen, daß sie die verschiedensten Sorten von Höhlungen bewohnen. So finden wir Taubenarten bald in Felsen, bald in Baumlöchern, bald in verlassenen Kaninchenbauten oder im Gewirre von Schlingpflanzen nistend.

Die Tiere, die wir bisher im Auge hatten, wenden keine eigene Arbeit zur Fertigstellung ihrer Höhlennester an. Von ihnen unterscheiden sich die Miniervögel dadurch, daß sie an steilen Ufern, an Sand-, Lehm- oder Lößwänden Löcher bohren, die in einen meist wagerechten Gang übergehen; an dessen Ende finden wir eine kammerförmige Erweiterung, in der sich das eigentliche Nest befindet. In dieser Weise bauen die Uferschwalben, manche Sturmvögel, einige Pinguinarten, so z. B. der magellanische Pinguin (Spheniscus magellanicus), die Papageitaucher, Bienenfresser und Eisvögel. Sie alle müssen ein großes Stück Arbeit bei der Bautätigkeit leisten, was bei Formen wie Bienenfressern und Eisvögeln besonders erstaunlich ist. Die Bienenfresser speziell führen ihren Bau fast gänzlich mit ihren zarten Schnäbeln aus, die oft dabei stark beschädigt werden, während ihre ebenfalls kleinen und zarten Füße nur zum Herausschaufeln der Erde verwendet werden. Da sind die amerikanischen Höhleneulen und manche Entenarten besser dran, welche sehr kräftige Füße haben und die ganze Arbeit mit deren Hilfe ausführen. Bei den Uferschwalben kann man leicht in den frühen Morgenstunden beide Geschlechter bei der Arbeit des Höhlenbaues beobachten, wie sie in lauter kleinen Portionen die Lößmasse entfernen und 1—2 m tief in den Boden eindringen. Ihre Nester finden sich vor allen Dingen an steilen hohen Abhängen, wo sie oft in großen Kolonien gefunden werden und wohin sie alle Jahre wiederkehren, da dieselben Nester immer wieder benützt werden. Der eigentliche Brutraum in solchen Höhlennestern pflegt mit allerhand Niststoff austapeziert zu sein. In den Uferschwalbennestern finden wir meistens den Boden mit etwas Gras bedeckt, in der Nähe des Meeres ist dieses durch Tang und einige Federn ersetzt. Ähnlich lange Gänge wie die Uferschwalben bauen die Eisvögel, die aber stets allein für sich nisten. Der Boden der Brutkammer wird hier bei den fischfressenden Arten mit von dem Tier ausgewürgten Fischgräten ausgepolstert. Die insektenfressenden Eisvögel der Tropen verwenden Blätter und Grashalme zum gleichen Zweck, während die ähnlich bauenden Bienenfresser (Meropidae) ihre am Ende der oft 3—4 m schief in Lehmwände eindringenden Gänge gelegenen Brutkammern mit einem Federnestchen versehen. Eine noch größere Arbeitsleistung als die Miniervögel müssen diejenigen Vögel leisten, die sich ihre Höhlen in Baumstämmen ausmeißeln. Das tun z. B. die Spechte, welche für diese Arbeit mit ihren starken Schnäbeln vorzüglich ausgerüstet sind. Sie benutzen vielfach schon vorhandene Baumhöhlen, die sie selbst glätten und erweitern. Die Wendehälse und manche in Bäumen nistende Meisenarten benutzen stets solche fertig vorgefundenen Höhlungen. Auch in solchen Baumnestern wird durch hineingetragene Niststoffe erst das eigentliche Lager zubereitet. Die Abb. 484 zeigt am Beispiel des Buntspechtnestes, in welcher Weise ein senkrechter, zum Ausgang nach außen umbiegender Gang die eigentliche Brutkammer mit der Außenwelt verbindet. Auch die Mehrzahl der Papageien sind Höhlennister, sehr viele von ihnen brüten in Baumlöchern. Der einzige Papagei, von dem bekannt ist, daß er ein freies Nest baut (Myopsittacus monachus) ahmt in seinem aus einem Reisighaufen mit einer zentralen Kammer bestehenden Bau



Abb. 485. Nest und Gelege des Kiebitzes. Orig.-Photographie aus dem Dachauer Moos bei München.

geradezu ein Höhlennest nach.

Eine dritte Gruppe von Formen bezeichnet man als die **Erdnister**, da sie auf dem Boden ein Nest bauen, welches oft sehr einfach und kunstlos ist. Ja, vielfach können wir überhaupt nicht von Nestbautätigkeit sprechen. So legen viele Uferläufer ihre Eier auf den nackten Boden, entweder in einer natürlichen Vertiefung auf einer Kiesbank in einem Fluß oder See oder am Ufer des Meeres, oder sie wühlen durch Drehen mit dem Körper eine kleine, flache Vertiefung. Dabei sind ihre Eier, wie wir früher schon erwähnt haben, vielfach durch eine Schutzfarbe und durch die allgemeine Ähnlichkeit mit Steinen oder sonstigen Gegenständen der Umgebung vorzüglich geschützt. Ähnlich nisten viele Möven und Seeschwalben, so unsere Flußseeschwalben (Sterna fluviatilis); auch bei Kiebitzen (Abb. 485), Schnepfen, Bekassinen, Hühnerarten, Schwänen, Enten, Gänsen ist das auf dem Boden befindliche Nest oft sehr kunstlos aus einigen Grashalmen und etwas Laubwerk gebildet. Von den Raubvögeln nisten in dieser Weise einige Weihen, so die Korn- und Steppenweihe, unter den Singvögeln Lerchen und Pieper, während die Nachtschwalben ihre Eier auf den nackten Boden der Heide ablegen.

Relativ sehr einfach können auch die Nester von Vögeln sein, welche auf Bäumen bauen. In Astgabeln sammeln manche Formen eine Art Plattform aus Reisig und Ästen an. Es sind dies ganz flache Nester, kaum mit einer Andeutung einer Bruthöhle. In unsern Wäldern bauen in dieser Weise z. B. die Ringel- und Turteltauben. Ihre Nester bestehen aus einem so lockeren Gefüge von Zweigen, daß man von unten



Abb. 486. Nest des Haubentauchers (Podiceps cristatus L.). Mövenbruch Ostpreußen. Orig.-Photographie von Lutz Heck.

her die Eier durch den Nestbau hindurchschimmern sieht. Nicht sehr viel kunstvoller sind die Nester, welche Störche, Reiher und manche Adlerarten errichten. Raubvogelarten bauen ganze Türme aus Reisig auf (vgl. Abb. 496 S. 604); bei unsern Elstern ist das eigentliche Nest von oben her durch eine Art Dach aus Reisern geschützt, welches Krähen und andere Nesträuber von Eiern und Jungen fernhält. Eine weitere Vervollkommnung dieses Nesttyps baut der Schattenvogel (Scopus umbretta).

Die Plattformnester werden bei manchen Arten dadurch vervollkommnet, daß sie in der Mitte einen Napf enthalten, der aus feinen Reisern, Pflanzenwurzeln, oft auch Säugetierhaaren zusammengeflochten ist. So bauen z. B. **Kirschkernbeißer** (Coccothraustes vulgaris) und Gimpel (Pyrrhula pyrrhula L.).

Diesen Nesttypen wären auch die z. B. auf Wasserpflanzen ruhenden und an solchen befestigten, aus Grashalmen, Rohrstengeln und -blättern, Binsen, Schilf und Erde gefertigten, auf dem Wasser schwimmenden Nester anzureihen, wie sie z. B. der Haubentaucher (Podiceps cristatus (Abb. 486)) baut.



Abb. 487. Nest eines Webervogels (Ploceus atrigula). Orig. Nach Exemplar der Münchner Zoolog. Sammlung.

Ähnliches Material, aber in kunstvollerer Weise verwenden diejenigen Vögel, die man als Nestflechter bezeichnet. Ihre Nester haben eine deutliche Vertiefung, sind aus dürren Reisern oder Stengeln zusammengeflochten und im Innern manchmal mit besonderen Stoffen dicht gemacht. Hierher gehören die Raben- und Krähenarten, sehr viele Singvögel, wie die Finken, Drosseln und Ammern, die große Mehrzahl der Raubvögel, manche Hühnervögel, Stelzvögel und Schwimmvögel. Die Amsel verschmiert die inneren Wände ihres Nestes mit einer glatten Lage von Schlamm, und die Graudrossel sucht zu dem gleichen Zwecke faules Holz zusammen, das sie fein zerbeißt und mit ihrem Speichel vermengt, die Singdrossel fügt oft noch Kuhdung hinzu. Manche Arten verwenden viel feineres Material, um daraus den eigentlichen Bau des Nestes zu flechten. Wir sprechen dann von Webenestern. Sie sind aus dünnen Grashalmen, Würzelchen, Schafwolle, Haaren von Pferden und anderen Huftieren oft in der sorgfältigsten Weise hergestellt. Solche Nester fertigen Distelfink (Fringilla carduelis) und Buchfink (Fringilla coelebs) (Abb. 489). Letzterer verwendet vorwiegend Wolle beim Bau, vor allem des Innennapfes, in den auch feste Haare verflochten werden und dessen Rand oft einige Federn bilden, die sich über den Eiern zusammenneigen. Der Außenbau besteht aus wunderbar verflochtenen Fetzen von Moos und Flechten, zu denen oft mit Spinnenweben befestigte Stückchen von Birkenrinde kommen, so daß das Nest schließlich ganz



Abb. 488. Nest des Drosselrohrsängers (Acrocephalus arundinaceus).
Mövenbruch Ostpreußen. Orig.-Photographie von Lutz Heck.

außerordentlich seiner Umgebung ähnlich wird. Die Schwanzmeise baut ein ebenso kunstreich gewebtes, kuppelförmiges Nest, welches nur ein kleines Eingangsloch an der Seite besitzt. Man hat im Innengewebe eines solchen einmal 2379 Federn von Fasanen, Rebhühnern, Wildtauben usw. gezählt. Die Beutelmeise errichtet einen nach unten ausgebauchten Sack, welcher einen röhrenförmig nach unten gerichteten Ausgang besitzt. Die Pirole flechten ihre in Gabelästen aufgehängten Nester mit dem Baumaterial direkt an den Zweigen fest (Abb. 490). Ein sehr kunstvolles Webenest stellt der amerikanische Beutelstar her; den ausgesprochensten Typus des Webenestes finden wir aber bei den Webervögeln, die oft sehr kunstreiche und dauerhafte Bauten ausführen (Abb. 487). Offene Nester aus sehr feinem Gewebe bauen von unsern einheimischen Vögeln die gewöhnliche Bachstelze, die Rotschwänzchen, Rotkehlchen und Goldammern. Wieder andere Formen, die in ähnlicher Weise bauen, überwölben ihre Nester mit einem kuppelförmigen Dach aus Laub, Moos, eventuell sogar Reisig. Solche Nester haben dann ähnlich denjenigen der Schwanz- und Beutelmeisen und wie viele Webervogelnester ihren Eingang von der Seite, so z. B. bei Wasserstar, Laubvögeln, Zaunkönig. Flecht- und Webenester werden oft durch ihr Geflecht mit den umgebenden Pflanzenteilen verbunden. So ist das aus Rohrblättern und Grashalmen geflochtene, mit Tier- und Rohrsamenwolle gefütterte Nest des Rohrsängers (Acrocephalus streperus) und seiner Verwandten meist an mehrere Binsenhalme befestigt (Abb. 488). Das gilt auch für die oben erwähnten Nester der Pirole, ferner für dasjenige des Goldhähnchens (Regulus cristatus), aber auch Webervogel- und Kolibrinester.

Flecht-, Webenester und die des folgenden Typus, Filznester, sind vielfach als Hängenester ausgebildet. Sie hängen mehr oder minder beutelförmig gestaltet von Pflanzenteilen herab und sind manchmal, wie bei den Webervögeln in ihrem unteren Teil mit Steinen oder Erde beschwert, um im Gleichgewicht zu bleiben. Hängenester sind z. B. für Sonnenvögel, die südamerikanischen Ikteriden, manche Kolibris charakteristisch.

Filznester werden von ihren Baumeistern dadurch hergestellt, daß sie Tier- und Pflanzenwolle, trockenes Moos u. dgl. zu einer filzartigen Masse verarbeiten. Solche Nester bauen z. B. die Stieglitze und viele Kolibriarten. Auch die Nester von Buchfinken, Schwanzmeisen und Beutelmeisen entsprechen manchmal in der Arbeit diesem Typus. Wie die Buchfinkennester, so werden auch die der Schwanzmeisen und Kolibris vielfach in einer ganz sorgfältigen Weise auf der Außenseite mit Moos oder Flechten belegt, so daß sie der Oberfläche des Baumstammes, an dem sie angebracht sind, sehr ähnlich werden.

Wir haben vorhin gehört, daß manche Vögel, die ihre Nester aus Pflanzenstoffen

bauen, dieselben mit mineralischen Substanzen, Erde, Lehm u. dgl. im Innern auskleiden. Es gibt nun manche Vogelarten, die ihre ganzen Nester aus Lehm und Erde aufbauen, die sie in feuchtem Zustande einsammeln, oft weithin transportieren und die sie im Innern auspolstern und beziehen, sobald das Kunstwerk fertig ist. Das bekannteste Beispiel für diese Art der Bautätigkeit ist unsere Stadtschwalbe (Chelidon urbica), welche ihr Nest unter Dach und Hausbalken so anzulegen pflegt, daß es wie ein Ausschnitt einer Kugel sich dem Gebäude eng anfügt. Am oberen Rande findet sich dann die kreisförmige Einflugöffnung. Lehm und Erde verwendet neben Stroh und Hölzchen auch die Dorfschwalbe (Hirundo rustica L.) beim Bau ihres napfförmigen, von oben offenen Nestes, das eines so dichten Abschlusses nach außen wie das der Stadtschwalbe nicht bedarf, da es sich immer an überdeckten Orten, in Ställen oder unter Torfahrten, befindet, während jenes außen an den Häusern angebracht ist. Frei an Baumzweigen wölbt nach allen Seiten hin der südamerikanische Töpfervogel (Furnarius rufus) sein großes backofenförmiges Nest mit einem von unten und der Seite zuführenden Eingang (Abb. 491) und den beiden Kammern, deren obere das reich ausgepolsterte Brutnest enthält. Ein Männchen und mehrere Weibchen sollen die schwere Arbeit an diesem Kunstwerk gemeinsam leisten. Die in Sümpfen brütenden Flamingos führen einen ganzen pyramidenförmigen Hügel auf, der sich aus dem Sumpfwasser erhebt und in dessen Spitze das muldenförmige Nest eingesenkt ist (Abb. 492).



Abb. 489. Buchfinkennest mit Gelege auf Birnenspalier. Orig.-Phot. von G. Wolff.



Abb. 490. Nest des Pirol mit Gelege etwa 8 m hoch auf einer Buche. Orig.-Photographie von G. Wolff.

Viele Vögel verwenden Lehm und Erde, um wenigstens akzessorische Bauteile an ihren Nestern anzubringen. So mauert die Spechtmeise (Sitta caesia L.) ihr in einem Baum-

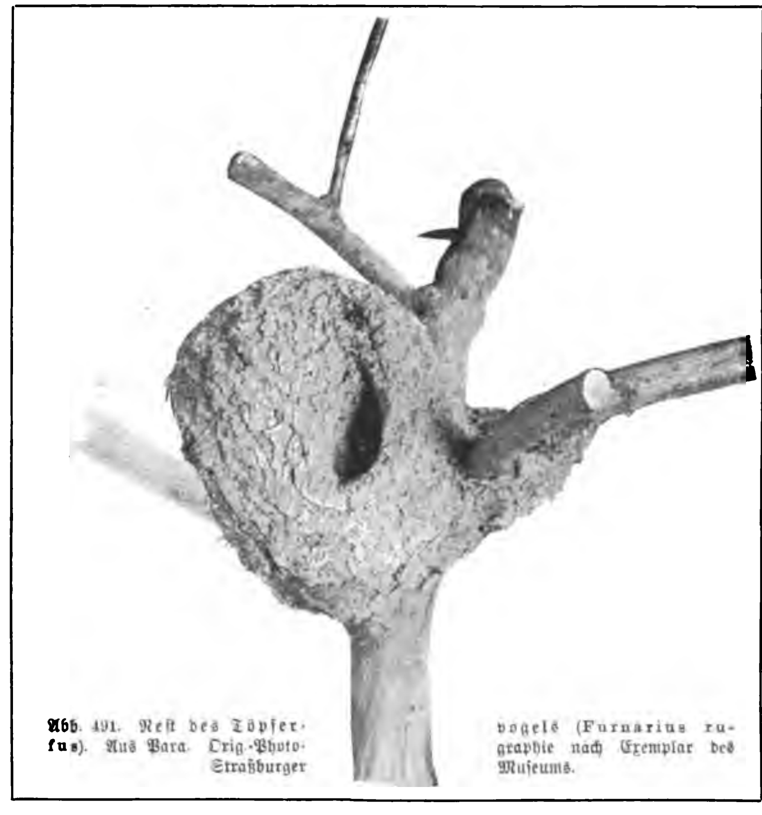


Abb. 491. Nest des Töpfervogels (Furnarius rufus). Aus Para. Orig.-Photographie nach Exemplar des Straßburger Museums.

loch befindliches Nest bis auf einen engen Ausgang zu. Die Nashornvögel mauern während der Brutzeit ihre Weibchen in die Nisthöhle so fest ein, daß nur für die Schnabelspitze ein kleines Loch übrig bleibt, durch welches die Fütterung erfolgt (vgl. Abb. 497 S. 605). Auch die Felsenschwalben (Petrochelidon) bauen an ihre Nester, die meistens an abschüssigen Felsen des Meeresufers sich befinden, nach unten geneigte Eingangsröhren, welche den Anflug erleichtern und das Eindringen von Regen und Brandungswasser erschweren, ja bei den meisten Arten dieser Gattung besteht das ganze Nest (Abb. 493) aus einem retortenförmigen Lehmbau.

Schon bei all den letztgenannten Formen war die Bautätigkeit dadurch erleichtert, daß die betreffenden Vögel der Erde oder dem Lehm von ihrem klebrigen Speichel beimischten, der rasch erhärtend dem Bauwerk eine große Festigkeit verleiht. Es ist dies z. B. bei den Schwalben und vor allem bei den Nashornvögeln festgestellt worden (vgl. S. 604). Nun gibt es eine Anzahl von Vögeln, bei denen der leimartige Speichel die wesentlichste Grundlage für den Nestbau darstellt. Zahlreiche Schwalbenarten, ferner Rauchschwalben, wie die amerikanische Rauch-



Abb. 492. Brütende Flamingos (Phoenicopterus ruber) auf ihren Lehmnestern. Nach Chapman.

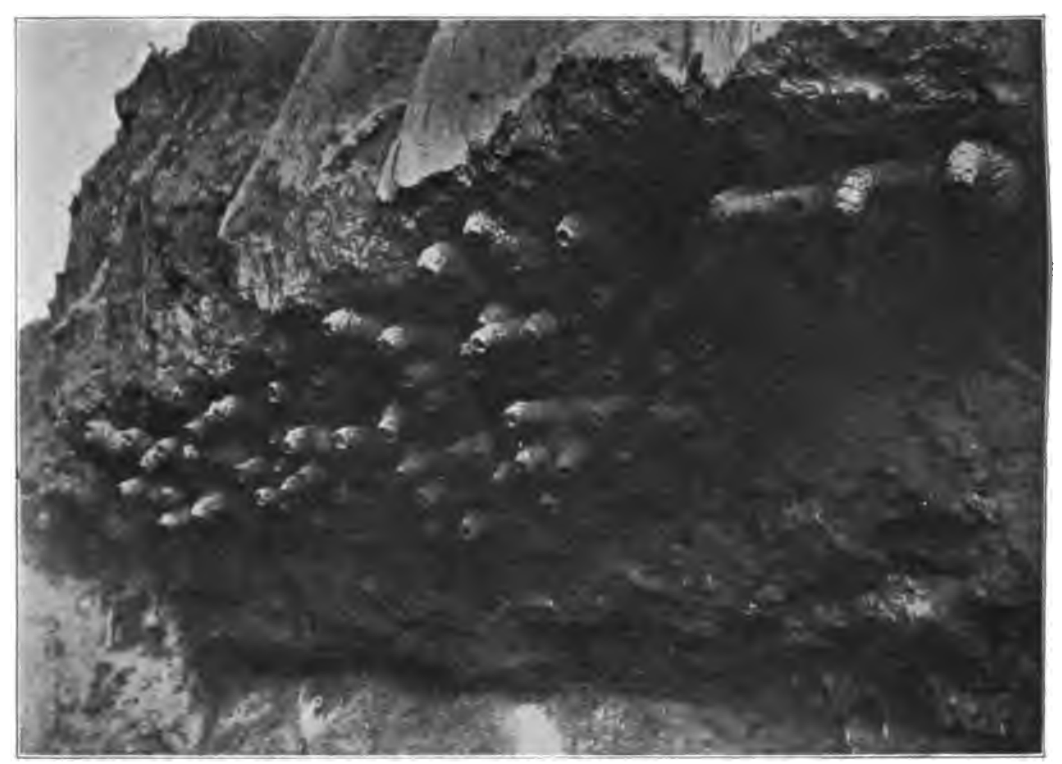


Abb. 493. Lehmnester einer Kolonie von Felsenschwalben (Petrochelidon ariel). Südostaustralien. Nach Barnard.

schwalbe, bauen napfförmige Nester, die sie aus kleinen Fremdkörpern mit Hilfe ihres Kittstoffes zusammenleimen. Unsere Turmschwalben verstreichen mit dieser Substanz das Innere ihrer Nester. Ähnlich wie diese bauen in Höhlen die Fettvögel (Steatornis caripensis Humb.), deren Nester aber hauptsächlich aus ihrem eigenen Kot bestehen, wie schon Humboldt berichtet hat, der in Venezuela ungeheuere Kolonien dieser Tiere besuchte (vgl. Abb. 494). Die Salanganen (Callocalia), jene vor allem im Inselgebiet des indopazifischen Ozeans in großen Kolonien an überhängenden Klippen und in Höhlen der Strandfelsen vorkommenden turmschwalbenähnlichen Vögel, fertigen ausschließlich aus ihrem erhärteten Speichel die sog. chinesischen Schwalbennester an. Diese, welche also ganz aus organischem Material bestehen, liefern beim Kochen eine vorzügliche, von den Chinesen und neuerdings auch von den Europäern hochgeschätzte Suppe. Sie stellen kleine, löffelförmige Gebilde dar, in denen die Salanganen ihre wenigen kleinen Eier unterbringen. Während manche Arten Grashalme oder Federn dem Sekret beim Bauen beimischen, besteht das ganze Nest bei der echten Suppenschwalbe (Collocalia fuciphaga) ausschließlich aus dem Sekret.

Schließlich sei noch auf einen sehr merkwürdigen Nesttypus hingewiesen, den wir bei einer Anzahl von tropischen Vögeln beobachten können. Es sind das die genähten Nester, wie sie z. B. der indische Schneidervogel herstellt. Auch die südamerikanischen Ikteriden bauen ähnliche Nester. Die Grundlage für das eigentliche Nest stellen bei diesen Vögeln zwei oder mehr große Baumblätter dar, die von dem Tier mit Hilfe von Grashalmen, welche mit dem Schnabel durch in den Blattrand gebohrte Löcher gesteckt und hin und hergeführt werden, direkt zusammengenäht sind. So entsteht ein beutelförmiges Gebilde, in welchem das eigentliche Nest angelegt wird (Abb. 495).



Abb. 494. Der Fettvogel (Steatornis caripensis Humb.) aus Trinidad. Nach dem Präparat der Münchner Zoologischen Sammlung.

Alle diese kunstvollen Bauwerke sind nun im Gegensatz zu dem, was wir bei der Brutpflege der Fische kennen gelernt haben, in der Hauptsache das Werk der Vogelweibchen. Zwar nehmen auch die Männchen an der Bautätigkeit teil, aber meist begnügen sie sich mit dem Herbeischleppen von Baumaterial, das sie dem Weibchen darbieten. Dieses letztere führt die eigentliche Arbeit durch. Doch ist immerhin darauf hinzuweisen, daß bei manchen Formen die Männchen eifrig mitarbeiten, z. B. beim Bau der Höhlennester der Uferschwalben. Während beim Buchfink das Weibchen allein sein kunstvolles Nest errichtet, wirken bei der Schwanzmeise Männchen und Weibchen zusammen. Auch bauen bei manchen Arten die Männchen neben dem Brutnest sich ein eigenes Nest zum Unterschlupf und Aufenthalt, so z. B. der Zaunkönig. Am eigentlichen Brutgeschäft können Männchen und Weibchen beteiligt sein, doch fällt auch hier der größere Teil der Leistungen bei den meisten Vogelarten auf das Weibchen. Bei den monogamen Vögeln, bei denen wir oft eine Teilung des Brutgeschäftes feststellen können, sehen wir vielfach in beiden Geschlechtern an der Bauchseite der Tiere sog. **Brutflecken** ausgebildet. Es sind das paarige oder unpaare, fettfreie Gebiete der Bauchhaut, welche reichlich von Blutgefäßen durchsetzt sind, in denen die Federn vielfach ausfallen, und die sich während der Brutzeit in einer Art von entzündetem Zustand befinden, wodurch den Eiern eine erhebliche Quantität der notwendigen Wärme zugeführt werden kann.

Wir haben soeben erwähnt, daß bei den monogamen Vögeln die Bebrütung der Eier vorwiegend, in vielen Fällen sogar ausschließlich dem Weibchen zufällt. Bei den polygamen Vögeln sind meist nur die Weibchen am Brutgeschäft beteiligt. Die Bruttätigkeit fällt im allgemeinen bei Wildhühnern, Enten, Raubvögeln, Störchen, Kranichen, Rallen und Watvögeln dem Weibchen zu, und wir können wohl annehmen, daß das gleiche für die große Mehrzahl der Vögel gilt. Bei einigen wenigen Formen brüten ausschließlich die Männchen. Das ist z. B. der Fall bei Kasuaren, amerikanischen Straußen, Tinamus, Hemipoden und

Phalarope. Merkwürdigerweise sind bei diesen Arten die Männchen unscheinbarer gefärbt als die Weibchen. Auch haben in solchen Fällen nur die Männchen Brutflecken, so z. B. bei Phalaropus und Rhynchaea. Die Brutgewohnheiten sind nicht absolut von der Verwandtschaft der betreffenden Arten abhängig; so brüten unter den Raubvögeln z. B. bei den Bussarden beide Eltern, während bei den Weihen nur das Weibchen das Brutgeschäft besorgt. Immerhin kann man sagen, daß bei den höher stehenden Vögeln im allgemeinen nur mehr das Weibchen brütet. Bei Enten verläßt das Männchen, wenn das Weibchen zu brüten beginnt, dieses vollkommen und kehrt erst zurück, wenn die Jungen annähernd flügge sind. Bei vielen Raubvögeln, bei Möven, bei Schwänen, Störchen usw. verteidigt das Männchen wenigstens das Nest, in dessen Nähe es sich dauernd aufhält. Wenn bei den monogamen Vögeln das Weibchen allein brütet, wie bei allen Singvögeln, so wird es während der ganzen Zeit, während der es auf dem Neste sitzt, von dem Männchen versorgt und gefüttert, welches auch das Nest beschützt. Nur selten verläßt dann das Weibchen die Eier für kurze Augenblicke, um sich etwa in der Umgebung selbst etwas Nahrung zu holen, oder vor allen Dingen, um seine Kloake zu entleeren, was fast stets in einiger Entfernung vom Nest stattfindet. Unter unsern einheimischen Vögeln kann man die Fütterung des Weibchens durch das Männchen bei dem rotrückigen Würger und bei der Blaumeise relativ leicht beobachten. Auch der weibliche Wiedehopf verläßt während der ganzen Brutzeit die Eier nicht und wird vom Männchen gefüttert. Selbstverständlich ist dasselbe der Fall bei den Nashornvögeln, von denen wir vorhin schon erwähnt haben, daß das Weibchen die ganze Brutzeit in eingemauertem



Abb. 495. Nest des Schneidervogels (Orthotomus sutorius). Orig. nach Exemplar der Münchner Zoologischen Sammlung.



Abb. 496. Nest des Seeadlers am Meeresstrand. Nach Chapman.

Zustande verbringt. Wir haben schon gehört, daß die Masse, mit der die Nestöffnung zugemauert wird, z. T. aus Speichelsekret des Männchens besteht (Abb. 497). Dazu kommt alles mögliche in der Nachbarschaft des Nestes erreichbare andere Material, so z. B. Lehm, holzige Bestandteile von Früchten (bei Buceros rhinoceros in Borneo), unverdaute Hartteile gefressener Tiere, so z. B. von Tausendfüßlern. Während das Weibchen sein einziges Ei ausbrütet, wird es von dem Männchen mit eigentümlichen Futterkugeln ernährt, die aus Fruchtresten, Samen, Insekten, Teilen von Reptilien bestehen und mit einem Exsudat des Kropfes des Männchens zusammengebacken sind. Das Männchen würgt sie vor der Fütterung des Weibchens herauf. Während der Brutzeit wird das Weibchen zu einer wahren Fettkugel, während das Männchen zum Skelett abmagert und bei einsetzenden starken Regenfällen oft zugrunde geht.

Das Vogelei wird im Ovidukt des Weibchens befruchtet, ehe es noch vom Eiweiß und der Schale umhüllt ist. In der Zeit, während das Ei im Ovidukt abwärts wandert und mit diesen Bestandteilen versehen wird, hat es Zeit, die ersten Entwicklungsschritte durchzumachen. In einem frisch abgelegten Vogelei ist die Keimscheibe bereits bis zur Gastrula entwickelt. Nach der Ablage wird aber die Entwicklung bei der Mehrzahl der Vögel unterbrochen, bis die Bebrütung der Eier anfängt. Letztere setzt bei der Mehrzahl der Vogelarten erst dann ein, wenn das ganze Gelege vollständig ist. So kommt es, daß in der Regel die sämtlichen Jungen einer Brut gleichaltrig sind. Dies gilt nicht für die meisten Tagraubvögel und die Eulen. Bei ihnen werden die abgelegten Eier sofort in Bebrütung genommen, und es ist die Regel, daß in einem Raubvogelnest sich neben fortgeschrittenen Jungen ein oder mehrere Nesthäkchen finden, welche z. T. von ihren schon ausgeschlüpften Geschwistern den letzten Teil ihrer Bebrütung erfahren haben.

Meist fangen die Vogelweibchen sofort nach Fertigstellung des Nestes mit der Eiablage an; in der Regel, speziell bei unsern Singvögeln, wird dann alle 24 Stunden ein Ei dazu gelegt, bis das Gelege vollständig ist.

Im Durchschnitt finden wir in einem Vogelgelege 4—6 Eier. Selten sind größere Zahlen, 20—25, das Produkt eines Weibchens. Strauße legen 30 Eier und vielgefährdete, bodenbewohnende Vögel, wie Rebhühner, Fasanen usw., bis zu 20. Tauben, Raubvögel und Paradiesvögel haben nur zwei Eier in einem Gelege, Sturmvögel, Taucher, Lummen, Pinguine, der Kiwi gar nur eines. Wenn wir die Größe und den Dotterreichtum der Vogel-



Abb. 497. Nashornvogel (Buceros rhinoceros L.) sein eingemauertes Weibchen fütternd.
Orig. nach dem Präparat des Dresdener Zoologischen Museums.



Abb. 498. Gelege der Tafelente (Fuligula ferina L). Rositten, Ostpreußen. Orig.-Photographie von Lutz Heck.

eier bedenken und in Betracht ziehen, daß es sich um fliegende Tiere handelt, kann uns diese Tatsache nicht in Erstaunen setzen. Die geringe Anzahl der Eier wird kompensiert durch die erhöhte Sicherheit für die Erhaltung der Nachkommenschaft, welche die Bebrütung und die spätere anhaltende Brutpflege gewährleistet.

Nicht alle Vögel brüten, d. h. liefern mit ihrer eigenen Körperwärme die zur Entwicklung im Ei nötige Wärme. Es gibt einige sehr interessante Ausnahmen. Manche Vögel überlassen einen Teil des Brutgeschäftes den unbelebten Mächten der Außenwelt. So vergräbt der kleine ägyptische Regenpfeifer (Aegyptius pluvialis) seine Eier im Sand und bebrütet sie nur während der kalten Stunden der Nacht. Vom Strauß gibt es verschiedene Berichte, aus denen offenbar folgendes hervorgeht. Im gemäßigteren Klima werden die Eier stets bebrütet, und zwar von dem Weibchen bei Tag und vom Männchen bei Nacht; ist das Wetter feucht, so soll das Männchen auch den ganzen Tag auf den Eiern sitzen. In den tropischen Verbreitungsgebieten des afrikanischen Straußes werden die Eier jedoch bei Tag im Sand eingewühlt, dem Einfluß der Sonnenstrahlen überlassen, während sie auch dort nachts regelrecht bebrütet werden.

Eine Gruppe von Vögeln, die Megapodiden, große, den Hühnern verwandte Tiere, hat aber das Brüten vollkommen aufgegeben. Man nennt diese Vögel Großfußhühner, weil sie sehr große, kräftige Füße besitzen, mit denen sie den Boden aufscharren und allerhand Arbeiten ausführen können. Die Füße dienen ihnen bei den Arbeiten, die sie zur Versorgung ihrer Brut ausführen, wobei sie verschiedene Naturkräfte zur Erzeugung der nötigen Brutwärme ausnützen.

In Celebes kommt eine Art vor, der Maleo (Megacephalum maleo), dessen Brutgewohnheiten schon von Wallace und neuerdings von den Sarasins genauer untersucht wurden. Dieser Vogel lebt wie viele Megapodiden mit Vorliebe in der Nähe der Küste. Zur Brutzeit kommt er an den Strand, und je ein Pärchen gräbt sich in den feinen vulkanischen Sand der Küste ein Loch von etwa 1 m Tiefe und etwa 1,25 m Breite. Da hinein legt das Weibchen ein Ei, und bei wiederholten Besuchen, zu denen das Pärchen alle 10 oder 12 Tage aus dem Wald an den kahlen Strand fliegt, werden nach und nach 6—8 Eier in das Loch gelegt. Bis zu einem Dutzend Eier fand man in einem Brutloch und vermutet, daß mehrere Pärchen ein Nest benutzen (?). Ist das letzte Ei gelegt, so kehren die Alten in den Wald zurück und sollen sich um das Nest nicht mehr kümmern. Die Sonnenwärme am kahlen Strande genügt, um den Sand dauernd so zu erhitzen, daß die

Eier ausgebrütet werden. Die Jungen graben sich aus dem Sand aus und rennen sofort in den Wald.

Die Sarasins fanden den Maleo auch nicht selten im Innern von Celebes, weit von der Küste, und bestätigten durch ihre Beobachtungen die alten Angaben, daß der Vogel im Inland die Nähe von heißen Quellen oder Orte vulkanischer Tätigkeit aufsucht, um die dort entwickelte Hitze zur Erwärmung seiner Brutlöcher auszunutzen.

Ähnlich wie der Maleo legen Megapodius Wallacei von Gilolo, Ternate und Buru, M. brenchleyi aus dem Bismarckarchipel und den Salomonsinseln und M. pritchardi von der Hope-Insel ihre Eier in den sonnendurchwärmten Sand der Küsten. Andere Arten der Großfußhühner jedoch wenden kompliziertere Methoden beim Brutgeschäft an. Sie bauen z. T. ganz kolossale Hügel, in denen die Gärungswärme sich zersetzender pflanzlicher Substanzen die Eier ausbrütet.

Unter den hügelbauenden Großfußhühnern ist der sog. Thermometervogel (Lipoa ocellata) auf seine Gewohnheiten genauer untersucht worden. Dieser Vogel bewohnt das südliche Australien und vor allen Dingen solche Gegenden, welche menschenleer und mit einem offenen niederen Busch bestanden sind. Zum Nestbau bevorzugt er Gegenden, in denen sandiger Boden vorherrscht. Der Vogel wählt zur Errichtung des Nesthügels eine Lichtung im Busch, welche nach Norden oder Osten offen ist, so daß die Sonne gut hineinscheinen kann.

Die Lage des Nestes zur Sonne ist eine so konstante, daß die Buschleute sich danach orientieren. Hinter dem Nest ist gewöhnlich dichter Busch, der Windschutz gewährt. Manchmal benutzen die Vögel zum Bau Sandhügel, die von Kaninchen aufgeworfen sind. In der Regel beginnt der Vogel beim Bau, indem er zuerst eine rundliche Grube von 60 cm Breite und 30 cm Tiefe in den Boden scharrt. Der ausgekratzte Sand bildet nun einen Wall um die Grube. Man findet stets nur ein Paar der Vögel an der Arbeit am selben Bruthügel. In die Grube scharren sie welke Blätter, allerhand Pflanzenteile, Rindenstücke und kleine Ästchen hinein und bilden davon einen Haufen von etwa 50—60 cm Höhe. Dieses Pflanzenmaterial schaffen sie oft aus einer Entfernung von 60—70 m herbei, und zwar kehren sie dabei den Boden mit ihren starken Füßen und mit Flügeln und Brust ab, so daß er wie künstlich gesäubert aussieht. Bei dieser Tätigkeit beschädigt das Tier seine Flügel ziemlich erheblich. Wenn die von einem Ringwalle von Sand umgebene Grube mit Pflanzenmaterial gefüllt ist, dann wird sie 4—5 Monate offen stehen gelassen. Das Material saugt sich in dieser Zeit voll Regenwasser und bleibt sehr feucht. Diese Tatsache der monatelangen Vorbereitung des Brutgeschäftes, welche schon Semon bei Telegallus lathami beobachtet und in ihrer Bedeutung gewürdigt hatte, ist außerordentlich bemerkenswert. 6—9 Tage, ehe die Henne zu legen beginnt, wird im Zentrum des Pflanzenmaterials die Eikammer gebildet, indem ein Loch von 40—50 cm Breite und 50—60 cm Tiefe vom Weibchen herausgekratzt wird. Die Seiten der Eikammer sind in der Regel hart und glatt und bestehen aus ineinander geflochtenen Ästchen, Blättern und Halmen. Der Bau der Eikammer dauert ungefähr 1½ Stunden. Die pflanzlichen Trümmer, die herausgekratzt worden waren, werden am selben Tag gemischt mit etwas Sand wieder in die Eikammer hineingetan, und dann wird das ganze Gebilde zu einem pyramidenförmigen Hügel aufgehäuft. Wenn der Hügel fertig ist, hat er eine Höhe von 80—110 cm und einen Durchmesser am Grunde von 4—6 m. Die Vögel arbeiten am Hügel nur morgens in den ersten vier Morgenstunden und für eine kurze Weile auch am Nachmittag; auch bei Mondlicht hat man sie gelegentlich arbeiten sehen. Die Arbeit an einem neuen Hügel nimmt 25—35 Tage in Anspruch. Es ist also eine ganz enorme Arbeitsleistung, welche diese Tiere bei ihrer Tätigkeit vollbringen. Noch erstaunlicher



Abb. 499. Nesthügel eines Großfußhuhns (Lipoa ocellata). Festland von Australien. Photographie nach Mattingley.

ist aber, daß das Weibchen jedesmal, um seine etwa 14 Eier abzulegen, das Nest von neuem öffnet, wenn es alle 3 bis 4 Tage ein neues Ei bringt. Man kann gelegentlich sehen, daß das Männchen dem Weibchen beim Öffnen des Hügels hilft. Etwa um 9 Uhr früh kommt das Weibchen beim Hügel an, und um 10 Uhr legt es sein Ei. Nicht jedes Jahr wird ein Hügel von seinen ursprünglichen Erbauern benutzt, da der Thermometervogel nicht jedes Jahr brütet. Die Brutzeit ist in Viktoria April und Mai, wobei der Beginn von dem Eintritt des Regens abhängt. In der Trockenzeit findet keine Eiablage statt, und unerwartete Trockenheit kann selbst das Brutgeschäft unterbrechen.

Die Feuchtigkeit spielt ja bei diesem ganzen Brutgeschäft eine große Rolle, denn die von Sand bedeckte Masse von Pflanzenmaterial, die gut feucht ist, beginnt zu gären, und die Gärungswärme bringt eine Hitze hervor, die um viele Grade die umgebende Atmosphäre übertrifft. Im Hügel herrscht eine Temperatur von 90—97° Fahrenheit. Diese innere Wärme zusammen mit der aufgefangenen Sonnenhitze bringt es mit sich, daß ein solcher Hügel direkt Hitze ausstrahlt.

Wenn der Vogel den Hügel öffnen will, um seine Eier abzulegen, so beginnt er damit, einen kreisförmigen Kanal auszugraben, welcher in einem Abstand von ungefähr 30 cm sich um den Gipfel herumzieht. Auf unserer Abbildung ist der Hügel in diesem Zustand zu sehen (Abb. 499).

Mit der ganzen kunstreichen Herrichtung des Hügels, um durch äußere Faktoren die nötige Brutwärme zu erzielen, ist aber die Brutpflegetätigkeit dieser Vögel noch nicht erschöpft; vielmehr sorgen sie dafür, daß die sich entwickelnden Embryonen in den Eiern bei jeder Sorte von Wetter die richtigen Bedingungen finden. Bei feuchtem Wetter häufen sie den Hügel hoch auf und bedecken ihn an der Spitze mit Reisig, damit der Regen ablaufen kann, bei warmem und sonnigem Wetter graben sie den Gipfel des Hügels ab und machen an seiner Stelle eine Grube, so daß die Sonne warm in das Innere des Hügels bringen kann. Sie regulieren also die Temperatur im Hügel, entsprechend den umgebenden atmosphärischen Verhältnissen; das hat ihnen den Namen „Thermometervögel" eingetragen. Auch sorgen sie offenbar durch Lockern des Materials und gelegentliches Öffnen des Hügels dafür, daß genügend Sauerstoff eindringen kann. Werden die Alten getötet oder vom Hügel weggescheucht, so wird dieser hart und undurchlässig, die Jungen ersticken in ihrer Eierschale.

Diese fortgesetzte Brutpflege des Pärchens ist sehr merkwürdig und erstreckt sich auf alle möglichen Einzelheiten. Ändert man irgend etwas an dem Nesthügel, so repariert ihn der Vogel alsbald wieder. Ja er kontrolliert sogar die Lage des einzelnen Eies. Die 10 bis 14 Eier, die sich in der Eikammer finden, sind nämlich in der Regel in vier Schichten übereinander angeordnet. In jeder Schicht sind 3—5 Eier, die alle aufrecht stehen, mit der Spitze nach unten, und nach allen Seiten durch Pflanzenmulm von ihren Nachbarn getrennt sind. So ist jedes Ei geschützt gegen Druck und Stoß, der Gärungswärme ausgesetzt und vor Abkühlung gesichert.

Öffnet ein Beobachter den Hügel und stört die Anordnung der Eier, so stellen die Vögel, die unablässig das Nest beobachten, alles in der ursprünglichen Weise wieder her. Mit ihren groben Füßen richten sie jedes Ei wieder auf, ohne eines zu beschädigen. Und jedes Ei steht mit dem stumpfen Ende, mit der Luftkammer nach oben; denn an diesem Ende entwickelt sich ja der Kopf des Embryos. Wenn das junge Großfußhuhn nach etwa 45 Tagen sein Ei verläßt, so rudert es sich schnell durch den Mulm und Sand des Hügels an die Oberfläche: Kopf und Zehen liegen im Ei schon bereit am Vorderende, damit das junge Tier, ohne Zeit zu verlieren, mit den zweckmäßigen Bewegungen beginnen kann. Da seine Federn, die schon weit entwickelt sind, alle nach rückwärts gerichtet sind, hebt jede Bewegung das junge Tier in dem losen Sande nach oben. Zuerst taucht der Kopf aus dem Sande auf, dann der übrige Körper; das kleine Tier, das infolge seiner bräunlichen Fleckung schwer vom Untergrund zu unterscheiden ist, schüttelt sich, gähnt und rennt dann, ohne einen Laut von sich zu geben, schnurstracks in den dichten Busch hinein. Gräbt man ein junges Tier wieder in den Hügel, so ist es nicht imstande, sich wieder auszugraben, sondern erstickt im Sande.

Die jungen Tiere aus dem gleichen Hügel finden sich im Busch zusammen, leben unabhängig von den Eltern, die sich nun um sie nicht mehr kümmern, am Boden, nachts sich im dichtesten Gebüsch versteckend, bis sie halb erwachsen sind. Dann beginnen sie aufzubäumen und finden hoch in den Ästen den besten Schutz vor ihren zahlreichen Feinden, die sie am Boden zu dezimieren vermochten.

In den tropischen Waldgegenden des nördlichen Australiens, von Neu-Guinea und Indonesien bauen die Großfußhühner ihre Hügel fast nur aus Pflanzenmaterial und Erde. Bei manchen Arten wirken zwei oder mehr Weibchen zusammen, um kolossale Hügel zu errichten, welche mehrere Meter hoch sind und 12—14 m im Umfang messen. In solchen Hügeln, z. B. bei Talegallus fuscirostris in Neu-Guinea, finden sich nach Rosenberg mehrere (z. B. 5) Eikammern, wahrscheinlich so viele, als Weibchen bzw. Pärchen am Bau mitwirkten. Man findet dann in einem Hügel 36 und mehr Eier. Gilbert hat in Australien einen Bruthügel von Megapodius dupperyi untersucht, der 3 m hoch war und 20 m Umfang hatte. Er war vollkommen aus Pflanzenmulm gebildet und stand in so dichtem Urwald, daß die Sonne ihn nicht erreichen konnte. Hier mußte also die Gärungswärme die ja nicht allzu große Steigerung der Nesttemperatur über die Außentemperatur leisten. Solche Riesenhügel werden angeblich von vielen Vögeln gebaut und jahrelang von verschiedenen Paaren immer wieder benutzt. Nicht selten wachsen junge Bäume aus ihnen hervor. Man trifft aber auch bei den großen Hügeln nur ein Pärchen der Großfußhühner auf einmal an.

Wir haben damit drei Typen des Brutgeschäftes bei den Großfußhühnern kennen gelernt: 1. Ausbrüten im heißen Sand, wobei die Sonne oder vulkanische Kräfte die Wärme liefern. 2. Ausbrüten durch Kombination von Sonnenwärme und Gärungswärme in



Abb. 500. Nest der Eiderente (Somateria mollissima L.). Spitzbergen. Major Baumann phot.

Hügeln, die aus Sand und Pflanzensubstanz bestehen, und 3. Ausbrüten ausschließlich durch die Gärungswärme von sich zersetzendem Pflanzenmulm.

Übrigens bauen die Großfußhühner auch in der Gefangenschaft Hügel, wie z. B. im Londoner zoologischen Garten beim australischen Busch-Truthahn (Talegallus lathami) beobachtet wurde. 1904 gelangten sogar die Eier zur Entwicklung, wobei beobachtet wurde, daß die jungen Tiere 36 Stunden ruhig in der zerbrochenen Schale sitzen blieben, bis sie kräftig genug waren, sich durch den Hügel durchzuarbeiten.

Bei den übrigen Vögeln ist es die eigene Körperwärme, durch welche die Bebrütung vollzogen wird. Die Körpertemperatur beträgt bei Vögeln zwischen 39 und 44° Celsius; ihre Einwirkung wird vielfach außer durch die Haltung des brütenden Tieres durch die Form und Auspolsterung des Nestes befördert. Wir haben gesehen, daß bei vielen Vogelarten die Nester tief muldenförmig gestaltet sind. Das Innere kann durch Erde, Lehm und andere Substanzen sorgfältig abgedichtet sein, oder die ganze Wand besteht aus einem dichten Filz, welcher aus pflanzlichen und tierischen Stoffen hergestellt ist. Die tierischen Stoffe können aus Wolle, Haaren und Pelzteilchen von Säugetieren oder aus Federn fremder Vogelarten bestehen. Nicht wenige Vögel verwenden aber auch ihre eigenen Federn zur Auspolsterung des Nestes. Die Federn auf der Region der Brutflecken haben vielfach eine Tendenz, während der Brutzeit auszufallen, und manche Vögel, wie das vor allem von Schwänen, Gänsen und Enten wohlbekannt ist, rupfen sich selbst die ganze Brust kahl, um die feinen Daunenfedern beim Nestbau zu verwenden. Das Nest der Eiderente besteht so gut wie gänzlich aus dem Federkleid der Mutter (vgl. Abb. 500), während bei anderen Vögeln nur eine Beimischung von Federn zum übrigen Baumaterial stattfindet (Abb. 501).

Mit unsern Seglern verwandte Vögel, die Baumsegler aus der Gattung **Macropteryx**, bauen die im Verhältnis zu ihrer eigenen Körpergröße kleinsten Vogelnester; letztere bestehen aus Sekret wie die S. 601 erwähnten Nester von Collocalia, sitzen aber auf Bäumen. Sie messen nur etwa 2—3 cm im Durchmesser, sind etwa 1 cm tief und äußerst zartwandig. Von dem Nest ist, wenn der relativ große Vogel sein einziges Ei ausbrütet, nichts zu sehen. Ja, eine Art (M. longipennis) muß sogar beim Brüten auf dem Ast, an den das Nest angeklebt ist, sitzen und bedeckt nur mit dem Abdomen das Nest, ihm so Brutwärme zuführend.

Im Anfang nach der Ablage können die Vogeleier ohne Schaden abkühlen. Wenn die Bebrütung angefangen hat und die Entwicklung des Embryos in Gang gekommen ist, werden sie empfindlicher. Doch schadet bei vielen Formen eine kurz dauernde Abkühlung



Abb. 501. Nest der Reiherente *Fuligula cristata* Steph. Sautersee, Ostpreußen. Orig.-Photographie von Lutz Heck.

nichts, ja manche Hühnerzüchter halten eine solche zur normalen Entwicklung für nötig und ahmen sie bei künstlicher Bebrütung im Brutschrank nach.

Die Dauer der Brutzeit schwankt zwischen 8—10 Tagen und 8 Wochen. Sie ist im allgemeinen kürzer bei kleinen, relativ dotterarmen und länger bei großen, dotterreichen Eiern. Bei Singvögeln dauert die Bebrütung etwa 10 Tage, beim Star 15—16, beim Raben 19, der Sturmschwalbe 30 Tage, bei Enten 3 Wochen, bei Gänsen 4 Wochen, bei Schwänen etwa 7, bei Straußen 8 Wochen.



Abb 502. Nest der Tafelente (*Fuligula ferina* L.). Von der Mutter bei drohender Gefahr mit Pflanzenstücken belegt. Mövenbruch bei Rositten. Orig.-Photogr. von Lutz Heck.

Während des Brütens wenden die Vögel ihren Eiern viel Aufmerksamkeit zu. Sie drehen sie um, geben ihnen eine andere Anordnung im Nest; oft wenn sie das Nest verlassen, bedecken sie sie mit Pflanzenteilen, wie es z. B. das Bild 502 vom Nest der Tafelente zeigt.

Sehr leicht lassen sich die Vögel beim Nestbau wie beim Brutgeschäft stören. Sie verlassen dann das Nest, um an anderer Stelle ein neues zu bauen, auch wenn schon Eier oder gar ausgebrütete Junge im Nest sind.

Ganz merkwürdig ist die Bruttätigkeit, wie neuere Untersuchungen festgestellt haben, bei einigen antarktischen großen Pinguinarten, nämlich bei dem Königs- und Kaiserpinguin. Diese Arten legen bloß ein einziges Ei, welches nicht in einem Nest abgelegt wird, sondern

von Vater und Mutter abwechselnd mit Hilfe einer ganz merkwürdigen Methode bebrütet wird. Das Ei wird nämlich von den Tieren auf dem Rücken der Füße herumgetragen, während eine Falte der Bauchhaut und die umgebenden Federn es von oben her bedecken (Abb. 503), Wie Wilson während der Discovery-Expedition festgestellt hat, fällt immerhin der Hauptanteil des Brutgeschäftes dem Weibchen zu. Die Übergabe des Eies von einem Partner an den andern geht mit großer Sorgfalt, ja man kann sagen, unter einem gewissen Zeremoniell vor sich. Die Tiere machen merkwürdige Verbeugungen voreinander und prüfen das Ei auf das sorgfältigste, ehe sie die Verantwortlichkeit für dasselbe übernehmen. Sechs Wochen dauert so die abwechselnde Bebrütung während der schlimmsten Zeit des antarktischen Winters.

Wie wir dies auch bei der Brutpflege der Insekten kennen lernten, so können wir auch bei den Vögeln konstatieren, daß ein sehr konservativer Zug Nestbau und Brutpflege beherrscht. Wir konnten oben davon sprechen, daß diese oder jene Vogelart so oder so baut, brütet, solche Orte aufsucht usw., weil alle Individuen der gleichen Art sich normalerweise ganz gesetzmäßig gleichartig verhalten. Immerhin sehen wir bei manchen Arten kleine Variationen auftreten. Adler (vgl. Abb. 496 S. 604), Kormorane und Reiher horsten bald auf Felsen, bald auf Bäumen, Lachmöven bald auf dem Boden, bald auf niederem Gebüsch oder Röhricht, je nach den sich ihnen darbietenden Umständen (Abb. 504).

Auch das Baumaterial wechselt je nach den Verhältnissen der Umgebung des Nestes jeweils ein wenig. Man hat sogar beobachtet, daß Krähen, welche in der Nähe menschlicher Behausungen horsteten, als Baumaterial Drahtstücke benutzten, welche in der Nähe häufig herumlagen. Überhaupt die Nähe des Menschen hat wie in anderer Beziehung die Vögel auch hier und da beim Nestbau beeinflußt. Welche seltsamen Stellen suchen sich Schwalben doch an und in Häusern zum Nestbau aus; wo brüten nicht alles Rotkehlchen, Meisen, Rotschwänzchen, Störche usw. Wie oft handelt es sich da um Orte, die sehr verschieden von denjenigen sind, an denen die Tiere natürlicherweise bauten, ehe Menschen ihr Land bewohnten.

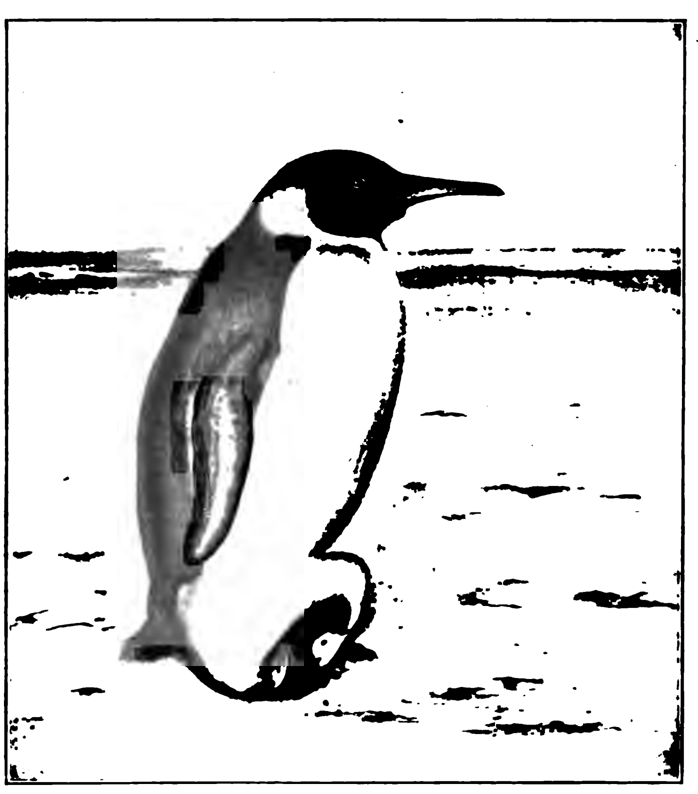


Abb. 503. Kaiserpinguin, sein Junges in der Brütfalte wärmend. Orig. nach Photographie von Wilson.

Viele Vögel benutzen das gleiche Nest, das sie in einem Jahr gebaut hatten, mehrere Jahre hintereinander; wir haben oben S. 551, als wir von der Heimatliebe der Vögel sprachen, Beispiele hierfür gegeben. Ja manche Arten,

die gar kein Nest oder kaum die Andeutung eines solchen bauen, kehren doch zum Brüten immer wieder an denselben Platz zurück, wie Brachvögel, Ziegenmelker, Pinguine usw. Manche Vögel lieben es auch, die Nester fremder Arten, wenn sie sie verlassen finden, zu besetzen. So sind Krähen, Turmfalken u. a. geneigt, fremde Raubvogelnester zu benutzen, die sie oft ein wenig, oft kaum umbauen. Daß Sperlinge z. B. Schwalbennester gern bewohnen, ist allbekannt.



Abb. 504. Nest der Lachmöve (Larus ridibundus L.) auf Röhricht. Bei Rositten. Orig.-Photographie von Lutz Heck.

Die große Regelmäßigkeit im Nestbau ist wie bei den Insekten auf angeborenen Instinkt zurückzuführen. Junge Vögel, künstlich ausgebrütet, früh aus dem Nest genommen oder von fremden Eltern aufgezogen, bauen dennoch ihr Nest nach dem ihrer Art eigentümlichen Typus. Zwar lernen sie mit der Zeit ihr Nest sorgfältiger, oft kunstvoller zu bauen. Wir haben aber keinen Anlaß anzunehmen, daß diese Vervollkommnung auf Nachahmung von besseren Vorbildern beruhe, sie ist wohl auf ein Lernen durch eigene Erfahrung zurückzuführen.

Ein Weibchen oder Pärchen, dessen Nest im Frühling durch einen Unfall zerstört worden ist, baut oft das neue Nest viel nachlässiger, um die Brutzeit noch ausnützen zu können. Das Weibchen ist dabei wohl meist von dem sich schon einstellenden Legedrang getrieben.

6. Bauten der Säugetiere.

Viel weniger kunstvoll als die Nester der Vögel sind die Bauten, die bei Säugetieren vorkommen. Es gibt allerdings eine Anzahl von Arten, welche Nester verfertigen, die uns sehr an Vogelnester erinnern. Bei den meisten Formen dienen aber die Bauten nur nebenher als Orte zur Versorgung der Nachkommenschaft. Sie sind vielmehr, wie wir früher schon erörtert haben, Verstecke für das erwachsene Tier. So pflegen sich, wenn sie durch Verfolger erschreckt sind, aber auch nachts zum Schlaf Füchse, Dachse, Mäuse, Hamster, Murmeltiere, Präriehunde, Viscachas und die unübersehbare Zahl von höhlenbauenden Nagetieren in ihre Höhlen zurückzuziehen. Kaninchen bauen anschließend an ihre Gänge kuglige Brutkammern, die mit Blättern, Gras und der eigenen Brustwolle der Mutter ausgekleidet werden. Hamster machen nahe der Erdoberfläche kunstvolle Brutkammern, während diejenigen der Mäuse und Ratten schön mit Wolle, Haaren, Blättern, Gras, Moos, Federn, Lumpen und Papier ausgefüttert werden. Die Insektenfresser, welche, wie der Maulwurf und viele

Spitzmäuse, Erdbauten bewohnen, verlassen diese und die an sie anschließenden Gänge nur ausnahmsweise. Sie wohnen dauernd unter der Erde. Alle diese Formen benützen die Wohnkammer des Baues, eventuell auch einen besonders angelegten Raum als Brut kammer. Die weibliche Spitzmaus fertigt am Ende eines ihrer Gänge ein kuppelförmiges Nest an, welches sie mit Blättern, Haaren und Federn auspolstert.

So bringen auch die Biber ihre Jungen in jenen eigentümlichen Hüttenstädten zur Welt, die sie aus Ästen und Zweigen im Wasser zu errichten pflegen. Jene kegelförmigen Hütten verfertigen sie stets in seichtem Wasser, so daß eine hinreichend große Wasserfläche nach allen Seiten die Ansiedelung umgibt, um die Annäherung von Feinden unmöglich zu machen. Die Hütten haben einen Eingang unter Wasser und mindestens einen vom Land. Die Geburtshütten sind besonders sorgfältig gebaut und mit von den Stämmen abgenagten feinen Holzspänen ausgekleidet. Ich habe mit Recht den Ausdruck „Ansiedelung" verwendet, denn die Biber sind gesellige Tiere, welche meist in großen Scharen zusammen leben und ihre Hütten nebeneinander aufschlagen. Ist ein seichtes Wasser von hinreichender Ausdehnung nicht zur Verfügung, so dämmen die Biber einen Bach oder ein Flüßchen ab, indem sie durch ihre Nagetätigkeit Bäume fällen. Sie wissen dieselben in so geeigneter Weise zum Fallen zu bringen, daß sie sich übereinandertürmend einen Wall bilden, dessen Lücken die Biber durch Astwerk, herbeigeschleppten Schlamm und Rasenstücke ausfüllen.

Es gibt aber auch Säugetiere, welche, ohne selbst normalerweise in Erdlöchern oder Höhlen zu wohnen, solche anfertigen, um in ihnen ihre Jungen zur Welt zu bringen. So wühlen z. B. die nordamerikanischen Wölfe und Präriewölfe Höhlen in den Grund, in welchen die Jungen zur Welt kommen, in welchen sie auch einige Wochen nach der Geburt sich aufhalten; während dieser Zeit geht die Mutter auf Jagd aus, um bei der Rückkehr die Jungen zu säugen oder, wenn sie weiter herangewachsen sind, ihnen von der mitgebrachten Beute auszuteilen. Auch die Luchse und nicht wenige Angehörige des Geschlechtes der Katzen bringen mit Vorliebe ihre Jungen in Baumhöhlen zur Welt.

Überhaupt alle Raubtiere sind genötigt, ihre sehr hilflosen Jungen an einem bestimmten Ort zu gebären, an den sie immer wieder zurückkehren, um die Jungen zu säugen, wenn sie zu ihrer eigenen Ernährung Exkursionen unternommen hatten. Diese Brutplätze sind oft nichts weiter als ein freier Platz im Gebüsch, an dem etwa die Gesträuche umgeknickt sind oder aus Gras, Laub und Ästen ein Lager hergerichtet ist. Oft ist dies allerdings der gleiche Schlupfwinkel, an dem sie je nach ihren Gewohnheiten tags oder nachts zu liegen und zu schlafen pflegen. Die Pumas, welche, wenn Höhlen vorhanden sind, diese gern aufsuchen, fertigen sich in Ermangelung von solchen im Dickicht ein Lager aus Ästchen und Moos an, das sie mit grünen Zweigen überdachen. Bären, welche ohnehin gerne in Höhlen wohnen, bringen dort ihre Jungen zur Welt. Die Eisbärin gebiert in einer Schneehöhle, die sie selbst ausgegraben hat. Wahrscheinlich werden solche Schneehöhlen im Winter mehrmals während der auch dann fortgesetzten Jagdwanderungen angefertigt. Die Geburtshöhle allerdings wird im Spätherbst angelegt.

Von Robben und anderen Seesäugetieren haben wir schon früher gehört, daß sie vor allem einsame Inseln aufsuchen, um dort das Fortpflanzungsgeschäft abzumachen (S. 475). Bei Huftieren mit ihren frühflüchtigen Jungen sind Nester und ähnliches ganz unnötig. Manche Rinder und Antilopen ziehen sich zum Gebären ins Gebüsch zurück; das gilt insbesondere für Hirsche, deren Junge etwas unbeholfener zur Welt kommen als diejenigen der anderen Wiederkäuer. Noch mehr gilt das für Wildschweine und Pekaris, die gerne verborgene Schlupfwinkel im Wald, Höhlen und hohle Bäume zum Geburtslager wählen, an welchem



Abb. 505. Nest der Zwergmaus (Mus minutus L.). Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

die schwächlichen Jungen eine Zeitlang, beim Wildschwein 14 Tage, gehalten und gesäugt werden. Das Nilpferd gebiert meist im Dickicht einer Insel.

Die Igelweibchen fertigen aus Moos, Blättern, Gras oder Stroh unter einer Baumwurzel oder in einer Felsen- oder Gemäuerecke ein primitives Lager für ihre Jungen an. Wie wir bei den Nagern vielfach besonders komplizierte Erdbauten kennen lernen, so sind sie auch die geschicktesten Nestbauer unter den Säugetieren. Unsere einheimischen Eichhörnchen verfertigen aus Reisig und Blattwerk kugelförmige Nester, die teils zur Aufzucht von Jungen, teils als Spielnester und auch als Nahrungsspeicher dienen. Zierliche Nester bauen auch manche der tropischen Eichhörnchenarten, und jene Form, Sciurus bankanus, die wir bereits früher wegen ihrer Ernährung von Kokosnüssen erwähnt haben, baut ihr Nest



Abb. 506. Schlafnest des Orang-Utan. Orig.-Photographie nach dem Exemplar des Basler Zoologischen Museums. Verkl. 1/20. Natürl. Durchmesser ca. 1,20 m.

aus den Fasern der äußeren Hülle der Kokosnuß. Siebenschläfer, Haselmäuse und Zwergmäuse sind nestbauende Nager aus unserer einheimischen Tierwelt; besonders die aus Gras geflochtenen Nester der letzteren erinnern ganz außerordentlich an Vogelnester (Abb. 505). Auch von den eierlegenden Säugetieren, wie dem Ameisenigel, werden wir später erfahren (S. 636), daß er sein Ei in einer Erdhöhle zur Welt bringt; vom Schnabeltier, dessen Bau wir früher (S. 337) beschrieben, ist anzunehmen, daß es in diesem sein Ei legt. Unter den Beuteltieren sind zwei Arten bekannt, welche in Erdhöhlen ihre Jungen gebären: das pinselschwänzige Bergwallaby (Petrogale penicillata) und der Beuteldachs (Perameles nasutus). Beide überwölben den Eingang des Baues mit Gras und Zweigen. Auch bei anderen in hohlen Bäumen oder Erdlöchern hausenden Beuteltieren, so auch dem maulwurfähnlich im Erdboden wühlenden Beutelmoll (Notorhyctes), ist es wohl wahrscheinlich, daß sie in diesen ihren Schlupfwinkeln gebären.

Selbst die höchststehenden Säugetiere, die Affen, und zwar speziell unter ihnen die Menschenaffen, bauen Nester. Diese Nester dienen aber zunächst nicht der Versorgung der jungen Brut, sondern ausschließlich als Schlafnester für das Individuum selbst. Auf den Kronen hoher Bäume biegt z. B. der Orang-Utan einige Äste zu einem napfförmigen Gebilde zusammen, flicht eine Anzahl abgebrochener Zweige hinein, so daß ein relativ fester Sitz entsteht, in welchem er behaglich die Nacht zubringen kann. Die nebenstehende Photographie (Abb. 506) gibt ein Bild von diesen etwas festeren Nestbauten der Orang-Utan, die scheinbar auch von den Tieren zu wiederholten Malen benützt werden. Gorilla und Schimpanse dagegen machen ein viel primitiveres Schlafnest aus einigen abgerissenen und übereinandergehäuften Zweigen, und zwar fertigen sie sich für jede Nacht ein neues derartiges Lager an. — Ob die Weibchen der Menschenaffen ihre Jungen in solchen Schlafnestern zur Welt bringen, ist unbekannt. Unwahrscheinlich ist es nicht, da bei anderen Affenformen in der Gefangenschaft beobachtet worden ist, daß sie sich kurz vor der Geburt an einen dunkeln, gesicherten und einsamen Ort zurückzuziehen suchen.

7. Die Eiablage der Tiere.

Die verschiedenen Tiere legen ihre Eier in einem ganz verschiedenen Entwicklungszustand ab. Sehr viele niedere Tiere lassen die Eier aus dem Körper austreten in einem Zustand, in dem noch kein Vorgang der Entwicklung sich vollzogen hat. Wir unterscheiden solche Formen als

1. eierlegende oder ovipare Tiere.

Schon die Angaben der früheren Abschnitte haben uns darüber belehrt, daß die noch unentwickelten Eier wiederum in verschiedenem Zustand von den Tieren ausgestoßen werden können. So haben wir von den Seeigeln, den Knochenfischen und Froschlurchen gehört, daß die Eier erst nach dem Verlassen des mütterlichen Körpers befruchtet werden. Es findet also bei diesen Tieren äußere Befruchtung statt. Bei vielen anderen Tierformen werden die Eier in noch vollkommen unentwickeltem Zustande abgelegt, obwohl vorher eine Befruchtung schon stattgefunden hat. So ist z. B. bei der Mehrzahl der Insekten die innere Befruchtung die Regel, trotzdem beginnt die Furchung des Eies erst kürzere oder längere Zeit nach der Eiablage außerhalb des mütterlichen Körpers. Bei solchen Tieren mit innerer Befruchtung liegt aber die Möglichkeit sehr nahe, daß Entwicklungsschritte bereits im Innern des mütterlichen Körpers einsetzen. Das ist auch tatsächlich bei sehr vielen Tieren aus allen möglichen Gruppen der Fall. Wir nennen solche Tiere

2. eiergebärende oder ovoviviparе Tiere.

Wenn das Ei den mütterlichen Körper verläßt, sind an dem in ihm enthaltenen Embryo schon eine Anzahl von Entwicklungsschritten abgelaufen. Wir müssen also z. B. die Vögel als ovovivipare Tiere bezeichnen, da in ihren Eiern bei der Ablage schon ein Blastoderm entwickelt ist. Sehr interessante Beispiele für die Übergänge zwischen eierlegenden und lebendgebärenden Tieren bieten uns die Würmer und unter ihnen z. B. die parasitischen Formen aus der Gruppe der Nematoden dar (vgl. Abb. 507). Wir haben z. B. früher schon darauf hingewiesen, daß unter ihnen die Ascaris-Arten noch ganz unentwickelte Eier ablegen, während bei Oxyuris vermicularis die abgelegten Eier in ihrer dünnen Hülle einen vollkommen ent-

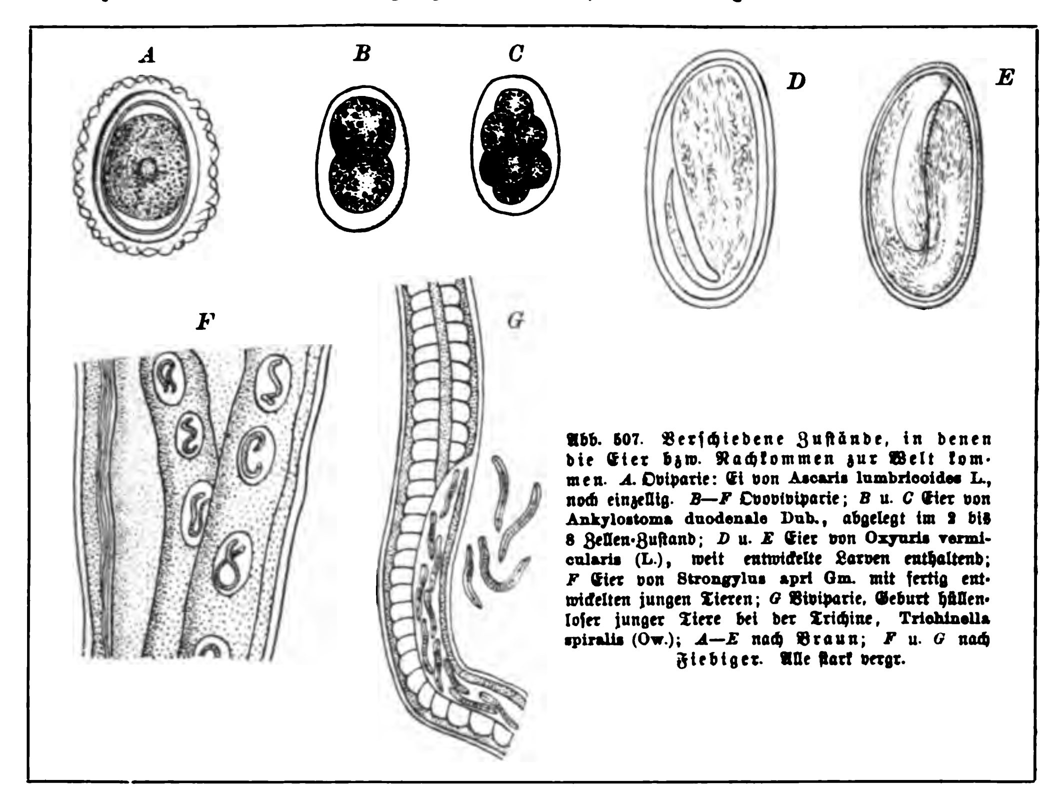


Abb. 507. Verschiedene Zustände, in denen die Eier bzw. Nachkommen zur Welt kommen. *A.* Oviparie: Ei von Ascaris lumbricoides L., noch einzellig. *B—F* Ovoviviparie; *B* u. *C* Eier von Ankylostoma duodenale Dub., abgelegt im 2 bis 8 Zellen-Zustand; *D* u. *E* Eier von Oxyuris vermicularis (L.), weit entwickelte Larven enthaltend; *F* Eier von Strongylus apri Gm. mit fertig entwickelten jungen Tieren; *G* Viviparie, Geburt hüllenloser junger Tiere bei der Trichine, Trichinella spiralis (Ow.); *A—E* nach Braun; *F* u. *G* nach Fiebiger. Alle stark vergr.

wickelten Embryo enthalten. Bei der Trichine schließlich ist der Embryo überhaupt von keiner Eihülle umgeben und tritt in vollentwickeltem Zustand aus der Geburtsöffnung des Weibchens hervor. Tiere, welche ihre Jungen in dieser Weise zur Welt bringen, bezeichnen wir als

3. lebendgebärende oder vivipare Tiere.

Wir werden sehen, daß Viviparie bei sehr zahlreichen Tieren, und zwar in allen möglichen Gruppen des Tierreiches unbeschadet der systematischen Verwandtschaft vorkommen kann. Nächstverwandte Tiere, z. B. verschiedene Arten von Insekten, können ovipar, ovovivipar oder vivipar sein. Viviparie ist stets mit einer gewissen Form von Brutpflege verbunden. Dieselbe kann zu so komplizierten und weitgehenden Anpassungen führen, daß die betreffenden Tiere in ihrer Organisation stark dadurch beeinflußt werden. — In solchen Fällen können wir allerdings einen Zusammenhang zwischen Viviparie und systematischer Verwandtschaft feststellen. So sind alle höheren Säugetiere vivipare Organismen. Die Verbreitung und Ausgestaltung der Viviparie und der mit ihr zusammenhängenden Brutpflege soll uns im nächsten Abschnitt beschäftigen.

8. Brutpflege am und im Körper der Eltern.

Schon bei vielen niederen Tieren sehen wir die Nachkommen in mehr oder minder vorgerückten Stadien der Entwicklung den Mutterkörper verlassen. So treten sie z. B. schon bei den Schwämmen als bewimperte Larven aus. Die Befruchtung erfolgt hier im Innern des Mutterkörpers, ohne daß hiezu besondere Organe ausgebildet wären. Die von dem männlichen Schwamm ausgestoßenen Spermatozoen werden mit dem Wasserstrom durch die Poren in das Innere des weiblichen Schwammkörpers aufgenommen. Die an verschiedenen Stellen des Körpergewebes liegenden Eizellen werden da befruchtet, machen die ersten Entwicklungsschritte durch und werden mit dem Wasser ins Meer entleert. Auch bei Nesseltieren kommt innere Befruchtung vor, so bei zahlreichen Hydroidpolypen, Alcyonaceen, Korallen und Aktinien. Bei den Alcyonaceen werden die Eier z. B. noch im Ovarium befruchtet. Bei sehr vielen Nesseltieren treten die Nachkommen in Gestalt ovaler bewimperter Larven aus dem Mutterkörper hervor. Ja bei manchen Formen geht die Brutpflege noch viel weiter. So sehen wir bei ziemlich viel Aktinienarten die jungen Tiere am Mutterkörper Schutz und Ernährung finden. In den europäischen Gewässern kommt häufig eine Aktinienart vor: Bunodes gemmaceus, von der man früher glaubte, daß sie sich durch Knospung vermehre. Man sieht nämlich bei den Muttertieren oft die ganze Basis des Mauerblattes von zahllosen kleinen Polypen besetzt, welche vollkommen dem Muttertier gleichen und tatsächlich ihre Nachkommen sind. Sie sind als junge Larven aus der Gastralhöhle durch die Mundöffnung ausgetreten und haben sich sofort auf der äußeren Haut der Mutter niedergelassen, wo sie einen erhöhten Schutz genießen und eventuell auch in irgendeiner Weise einen Ernährungsvorteil haben. Es ist sehr interessant, daß ähnliche Formen der Brutpflege, zum Teil allerdings mit etwas komplizierteren Einrichtungen bei Aktinien bestimmter Regionen ziemlich häufig sind. Wie wir besonders durch die Untersuchungen von Carlgren erfahren haben, kommt Brutpflege hauptsächlich bei den Aktinien der arktischen, antarktischen und Tiefseegebiete vor. Es sind also diejenigen Regionen, in denen das Meerwasser eine tiefe Temperatur besitzt. Unzweifelhaft ist in diesen Gebieten das junge Tier besonders schutzbedürftig. Und so sehen wir denn die jungen Aktinien dieser Regionen vielfach ihre Entwicklung in tiefen Taschen durchmachen, welche sich von der Außenseite ins

Innere des Aktinienkörpers hineinziehen. In anderen Fällen geht die postembryonale Entwicklung der jungen Aktinien im Gastrovaskularraum selbst vor sich.

Unter den Würmern gibt es vor allem zahlreiche ovoviviparе Formen. So sind die Trematoden und Cestoden sämtlich ovovivipar, indem bei ihnen in festen Eihüllen eingeschlossene Larvenstadien aus dem Uterus entleert werden. Die Ovoviviparie und Viviparie der Nematoden haben wir bereits erwähnt. Ähnlich wie bei ihnen besteht auch bei den Nemertinen die Brutpflege nur darin, daß die sich entwickelnden Nachkommen in den Geschlechtsorganen des Muttertieres längere Zeit Schutz erfahren. Etwas komplizierter ist die Brutpflege bei einigen Ringelwürmern. Speziell bei den Blutegeln finden wir einige ganz interessante Beispiele für längere Beziehungen zwischen Muttertier und Nachkommen noch nach deren Geburt. Der Rollegel (Clepsine) unserer Binnengewässer transportiert seine Jungen, die sich an seiner Bauchseite ansaugen, lange mit sich herum.

Die Stachelhäuter, welche uns schon für die Vorgänge der Eientleerung und Befruchtung durch die einfachen bei ihnen vorliegenden Verhältnisse den geeigneten Ausgangspunkt boten, stellen auch ein sehr günstiges Material dar, um den Zusammenhang zwischen Oviparie und Viviparie zu erkennen. — Zahlreiche Seeigel, Seesterne und Holothurien haben Brutpflege. Bei ihnen entwickeln sich aus den Eiern nicht freischwimmende Larven, sondern es entstehen ohne Metamorphose bzw. mit abgekürzter Metamorphose junge Tiere, die in allen wesentlichen Eigenschaften, wenn sie auskriechen, schon den alten Tieren gleichen. Jene wesentliche Vorbedingung, die wir seinerzeit für die Entwicklung mit Metamorphose kennen lernten, nämlich, daß die jungen Tiere frühzeitig auf Ernährung von außen angewiesen sind, ist bei ihnen nicht gegeben. Sie entwickeln sich nämlich sämtlich aus Eiern, deren Größe diejenige bei Formen mit Larvenentwicklung bei weitem übertrifft. Wir wollen eine Tabelle der Eimaße einiger Echinodermenarten hier anfügen, aus der mit Klarheit hervorgeht, daß alle Formen mit Brutpflege viel größere, d. h. mit anderen Worten, viel dotterreichere Eier besitzen.

1. Durchmesser der Eier bei Echinodermen ohne Brutpflege:

Sphaerechimus granularis	0,08—0,09	mm	Ophioglypha lacertosa	0,11	mm
Echinus microtuberculatus	0,08—0,1	„	Asterias vulgaris	0,1	„
Strongylocentrotus lividus	0,13	„	Asterias glacialis	0,17	„
Arbacia pustulosa	0,1	„	Asterias rubens	0,16—0,19	„
Echnocyamus pusillus	0,12	„	Holothuria tubulosa	0,1	„

2. Durchmesser der Eier bei Echinodermen mit Brutpflege:

Stereocidaris nutrix	2	mm	Cucumaria crocea	0,7	mm
Hemiaster cavernosus fast	1	„	Cucumaria laevigata	1	„
Amphiura squamata	0,15	„	Cucumaria glacialis	1	„
Ophiomyxa vivipara	0,15	„	Chiridota contorta	0,33	„
Asterina gibbosa	0,5	„			

Daß bei den Echinodermen Dotterreichtum des Eies Voraussetzung für die Entwicklung ohne Metamorphose ist, zeigt uns schon, daß die Brutpflege sich bei diesen Tieren auf die Gewährung von Schutz gegen äußere Unbilden beschränken muß. Nahrung wird den sich entwickelnden Stadien vom Muttertier nicht zugeführt. Dieselben sind vielmehr nur entweder zwischen den Stacheln oder unter den Armen des Muttertieres untergebracht, wo sie vor Feinden wohlbehütet sind. So bilden die Seesternarten aus der Gattung Asterina

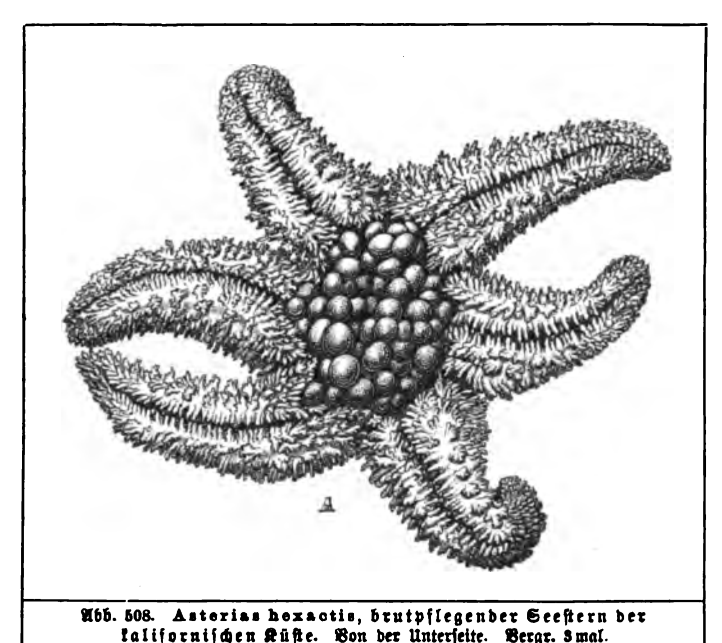


Abb. 508. Asterias hexactis, brutpflegender Seestern der kalifornischen Küste. Von der Unterseite. Vergr. 3mal. Orig. nach der Natur.

u. a. mit ihrem ganzen Körper ein schützendes Dach über das Eierpaket (vgl. Abb. 508 Asterias hexactis d. L.). Bei den Seeigeln sind es die Vertiefungen zwischen den Stacheln und anderen Hautgebilden, welche als Bruträume dienen. Ebenso sind bei vielen Holuthurien die Embryonen außen auf der Haut untergebracht, während bei anderen direkt Bruttaschen ausgebildet sind oder die Genitalschläuche als Bruträume Verwendung finden. Bei den Schlangensternen dienen die sogenannten Bursae, geräumige Vorhöfe, in welche die Geschlechtsorgane ausmünden, als Bruträume.

Während nach gewissenhaften Schätzungen ein gewöhnlicher Seeigel bis zu 20 Millionen seiner dotterarmen Eier produziert, erzeugt ein brutpflegendes Echinoderm nur deren einige Hundert, ja oft kaum ein Dutzend. Bei allen Tieren tritt uns die gleiche Gesetzmäßigkeit entgegen; je höher ausgebildet die Brutpflege ist, desto geringer ist die Zahl der von einem Weibchen hervorgebrachten Eier. Während unser Grasfrosch (Rana esculenta) bis zu 4000 Eier im Jahr zu erzeugen vermag, produzieren die brutpflegenden Frösche der Tropen nur 5—25 Eier. Noch weiter geht die Beschränkung der Nachkommenzahl bei Vögeln und Säugetieren, bei denen, wie wir oben besprachen und noch des öfteren zu erwähnen haben werden, vielfach im Jahr nur ein Junges, ja oft nicht einmal alle Jahre eines erzeugt wird.

Unter den Arthropoden treffen wir verschiedene Formen der Brutpflege schon unter den Crustaceen an. Die ganze Organisation der weiblichen Cladoceren ist durch das Vorhandensein des Brutraumes beeinflußt, welcher im dorsalen Teil der Schale sich befindet. In ihm machen die Sommereier der Daphniden einen Teil der Entwicklung durch, in ihm zum Teil unter Hinzuziehung seiner eigenen Wände wird das sogenannte Ephippium um das Winterei ausgeschieden. Aber bei diesen niederen Krebsen schon bietet der Brutraum der Nachkommenschaft nicht nur Schutz dar, sondern auch Nahrung. Aus den Wänden des Brutraumes wird in denselben eine eiweißartige Flüssigkeit abgeschieden, welche den



Abb. 509. Cladocere mit zahlreichen Embryonen im Brutraum. Bosmina coregoni Baird var. gibbera Schoedler. Stark vergr. Nach Lilljeborg. Aus Steuer, Planktonkunde.

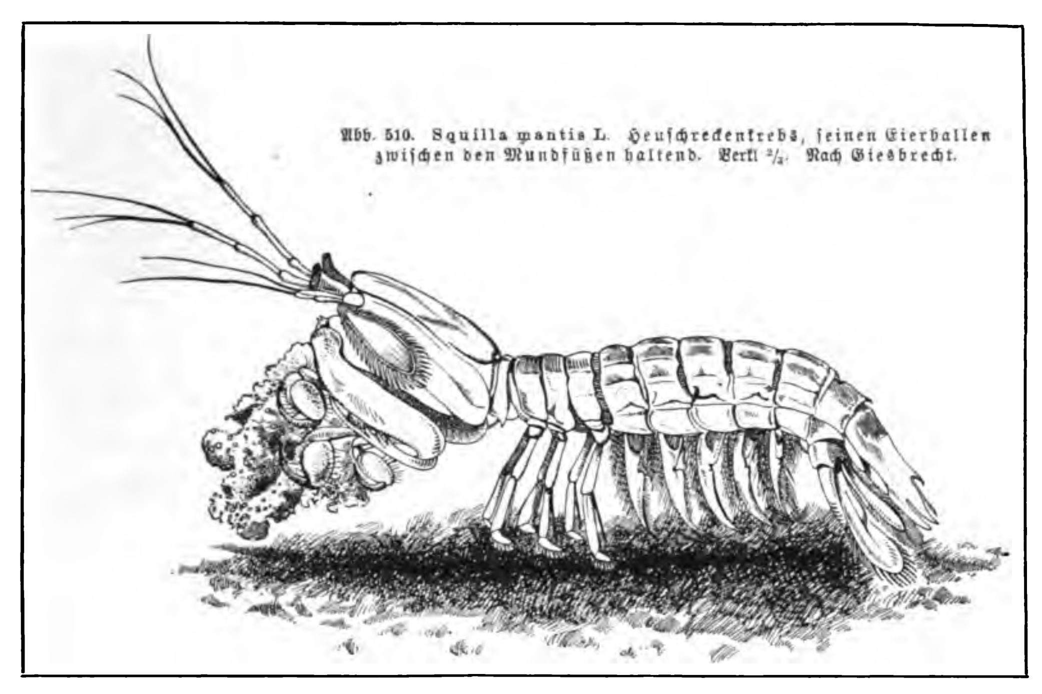


Abb. 510. Squilla mantis L. Heuschreckenkrebs, seinen Eierballen zwischen den Mundfüßen haltend. Verkl. 2/3. Nach Giesbrecht.

Embryonen zur Ernährung dient. Es ist allerdings hervorzuheben, daß dies nicht bei allen Cladoceren der Fall ist; so können die Eier von Daphnia und Simocephalus auch nach künstlicher Befreiung aus dem Brutraum sich normal weiter entwickeln. Ausschließlich schützende Bruträume bieten Asseln und Flohkrebse ihrer Nachkommenschaft. Bei den ersteren entwickeln sich von der Basis der Brustfüße aus breite Brutlamellen, welche zwischen der ventralen Wand des Tierkörpers und sich einen Brutraum einschließen, in welchem die Eier einen großen Teil ihrer Entwicklung durchmachen.

Die zu den Spaltfußkrebsen gehörigen Stomatopoden, so z. B. Squilla mantis, halten ihr Eierpaket während seiner Entwicklung zwischen den Mundfüßen (Abb. 510).

Eine gewisse Form der Brutpflege ist bei den höheren Krebsen ganz allgemein verbreitet. Diese, die Dekapoden, zu denen auch unser Flußkrebs gehört, besitzen im weiblichen Geschlecht am Abdomen fünf Paar zarter Spaltfüße, deren Äste mit langen Haaren besetzt sind. An diesen Haaren werden die Eier unmittelbar nach der Ablage in befruchtetem Zustand angehängt. Das weibliche Tier trägt an seinem Abdomen die Eier mit sich herum, wobei sie immer in frisches sauerstoffreiches Wasser gelangen und den Schutz gegen Feinde genießen, den ihnen der Panzer der Mutter darbietet. Diese Brutpflege dauert bei den verschiedenen Arten von Garnelen, Krebsen und Krabben verschieden lange. Bei den meisten marinen Formen, welche im Flachwasser leben, kriechen die Larven aus den relativ kleinen, nicht übermäßig dotterreichen Eiern in einem frühen Entwicklungsstadium aus. Sie müssen dann noch eine lange Metamorphose durchmachen. Viele Tiefseeformen jedoch, manche Bewohner der kalten Zonen, sowie diejenigen Dekapoden, welche am Land und im Süßwasser leben, besitzen auffallend große, dotterreiche Eier. Im Zusammenhang damit erscheint bei ihnen die Metamorphose mehr oder weniger abgekürzt, die Jungen kriechen entweder in sehr späten Larvenstadien aus oder stellen beim Auskriechen schon ein vollkommenes Abbild der Eltern dar. Das ist z. B. bei unserem Flußkrebs der Fall und ebenso bei den italienischen Flußkrabben (Potamon fluviatile), sowie bei den westindischen Landkrabben (Gecar-

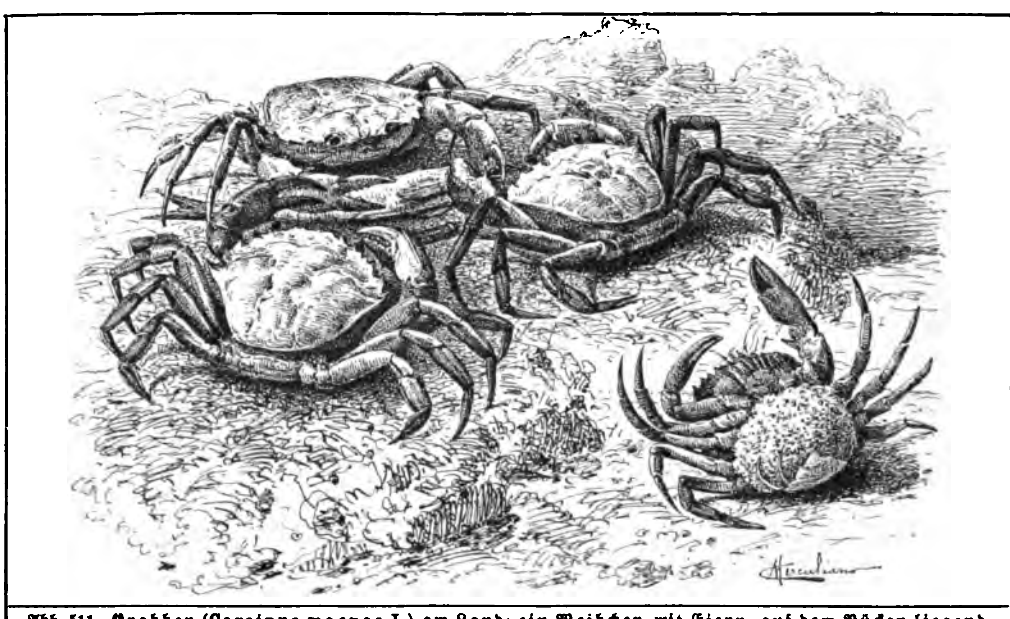


Abb. 511. Krabben (Carcinus maenas L.) am Sand; ein Weibchen mit Eiern, auf dem Rücken liegend. Orig. nach der Natur. Verkl. 1/2.

cinus ruricola). Alle jene Formen, deren Larven schon auf frühen Stadien, etwa dem sogenannten Zoëastadium, auskriechen, besitzen eine oft ungeheure Menge ihrer sehr kleinen Eier. So dürfte ein großes Langustenweibchen 80—100000 Eier hervorbringen. Die Formen mit abgekürzter Metamorphose bringen dagegen nur eine kleine Zahl ihrer großen Eier zur Welt. Beim Flußkrebs sind es ihrer etwa 200. — Unter den wasserbewohnenden Gliedertieren wären noch die seltsamen, langbeinigen Pantopoden oder Asselspinnen zu erwähnen. Diese tragen ihre Eier in einem Paket an der Bauchseite mit sich herum, und auch die jungen Tiere werden von den alten in den miteinander verschlungenen Beinen wie in einem Käfig zusammengehalten.

Von den landbewohnenden Arthropoden wollen wir zunächst auf die Spinnen hinweisen, von denen wir ja schon mancherlei Methoden der Brutpflege kennen gelernt haben. Während diejenigen Formen, welche Bauten aufführen, ihre Brut in denselben verwahren, sind die freilebenden räuberischen Wolfsspinnen (Lycosidae) auf andere Hilfsmittel angewiesen. Jeder von uns hat schon eine unserer einheimischen Wolfsspinnen beobachtet, wie sie ihr Eierpaket in einer weißlichen oder grünlichen Kokonhülle am Hinterleib, an einem feinen Seidenband aufgehängt, mit sich herumtrug. Die Anhänglichkeit, mit der das Tier die ihm weggenommene Last immer wieder an sich zu nehmen sucht, hat zu mancherlei interessanten Experimenten über die dabei wirksamen Instinkte Anlaß gegeben. Die ausgeschlüpften Jungen sitzen später noch eine Zeitlang auf dem Hinterleib des Muttertieres. In ähnlicher Weise transportieren auch Geißelskorpione ihre Eier in Paketen. Unter den echten Skorpionen gibt es eine ganze Anzahl lebendgebärender Formen, bei denen z. T. sehr eigenartige Einrichtungen die Ernährung der Embryonen vermitteln. Auch auf die schon geborenen Jungen erstreckt sich bei manchen dieser seltsamen Tiere die Sorge der Alten. Man kann gelegentlich Skorpionmütter sehen, welche eine ganze Schar ihrer lebend zur Welt gebrachten Jungen, 20—25 Stück, einige Wochen lang auf ihrem Rücken mit sich herumtragen.

Wie überhaupt für die verschiedenen Formen der Brutpflege, so bieten uns auch für Viviparie und ähnliche Erscheinungen die Insekten eine große Menge von Beispielen. Lebendgebärende Insekten gibt es in fast allen Ordnungen mit Ausnahme der Schmetterlinge und Hymenopteren. Am bekanntesten ist die Tatsache der Viviparie bei Blattläusen und Schildläusen. Bei ihnen bringen sowohl unbefruchtete als befruchtete Weibchen lebende Junge zur Welt. Die parthenogenetischen Eier durchlaufen ihre Entwicklung in den Eierstöcken der Muttertiere. Bei den Cocciden Aspidiotus nerii und Lecanium hesperidum, welche beide vivipar sind, werden die Eier im Ovarium befruchtet, die Entwicklung der Embryonen findet in den Eiröhren statt. Die befruchtungsbedürftigen Weibchen der Blattläuse haben eine Samentasche zum Unterschied von der sog. Ammengeneration, der sie fehlt. Die Befruchtung findet ebenfalls im Ovarium statt. Bei den übrigen Insekten, welche vivipar sind, handelt es sich stets um normal befruchtete Eier.

Unter den Neuropteren seien als lebendgebärende Formen Notanatolica vivipara und Cloëon dipterum genannt. Letztere Form soll nur gelegentlich vivipar sein, eventuell kommen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie wir sie nachher für die Fliegen zu erwähnen haben werden. Unter den Orthopteren sind hauptsächlich einige Blattiden hervorzuheben, so Panchlora viridis, ferner Blabera, Eustegaster, Oxyhaloa. Bei Blabera ist die Scheide zum Brutsack gewaltig ausgedehnt. Ein weiterer lebendgebärender Geradflügler ist Hemimerus. Unter den Käfern gibt es, soweit bisher bekannt ist, nur einige lebendgebärende Staphyliniden und Chrysomeliden. So werden bei Chrysomela hyperici die Eier in den Ovarien befruchtet und entwickeln sich dort an Ort und Stelle; dem Tier fehlt ein Receptaculum seminis. Sehr zahlreich sind dagegen die Fälle von Viviparie bei den Dipteren. Wir haben schon früher gelegentlich auf solche Fälle hingewiesen, z. B. bei Besprechung der aasfressenden Fliegenlarven. Die damals besprochenen Schmeißfliegen, so z. B. Sarcophaga carnaria, haben spindelförmig erweiterte Scheiden, in welche drei Receptacula seminis und zwei akzessorische Schleimdrüsen einmünden. Seitlich schließt sich ein geräumiger Blindsack an: der Brutsack (Abb. 512 B). Die Befruchtung der Eier erfolgt in der Scheide, worauf die befruchteten Eier in den Scheidenblindsack aufgenommen werden, wo sie ihre ganze Entwicklung durchmachen; denn die Schmeißfliegen legen ihre Nachkommenschaft im Zustand ausgeschlüpfter Larven ab. Auch bei den Raupenfliegen oder Tachinen haben wir die Tatsache der Viviparität schon früher erwähnt. Bei ihnen dient die langausgezogene Scheide als Brutraum. Das ist der Fall bei Tachina und Mesembrina. Bei Echinomyia grossa ist die Scheide lang und spiralig gedreht. Auch hier sind drei Receptacula seminis an der Grenze von Scheide und Eileiter vorhanden. Die Länge der Scheide ist bei manchen dieser Formen bedingt durch die enorme Eiproduktion. Bei Mesembrina meridiana reift stets nur ein Ei auf einmal. Hier wird die ziemlich lange Scheide von der großen Larve vollkommen ausgefüllt. An sie schließt sich proximal ein einheitlicher Ovidukt an, in welchem sich drei schlauchähnliche Epithelausstülpungen befinden, deren Drüsensekret wahrscheinlich zur Ernährung der Larven dient. Lebendgebärend sind auch — wie die neueren Forschungen festgestellt haben — die afrikanischen Glossinen, die Tsetsefliegen. Auch bei ihnen wird nur je eine weit entwickelte Larve von gelblich brauner Farbe mit zwölf Segmenten geboren, die fast so groß ist als der Leib der Fliege selbst (Abb. 513 A). Die Mutter mißt $6\frac{1}{2}$, die neugeborene Larve $3\frac{1}{2}$ mm. Letztere bewegt sich nach der Geburt schon lebhaft, indem sie ein Versteck aufsucht, an dem sie sich nach wenig Stunden in eine schwarzbraune Puppe umwandelt (Abb. 513 B). Eine Familie der Dipteren, die Pupiparen, sind sämtlich lebendgebärend. Bei ihnen dient der vordere (distale) Teil der Scheide als Brutsack. Hier sind, so z. B. bei

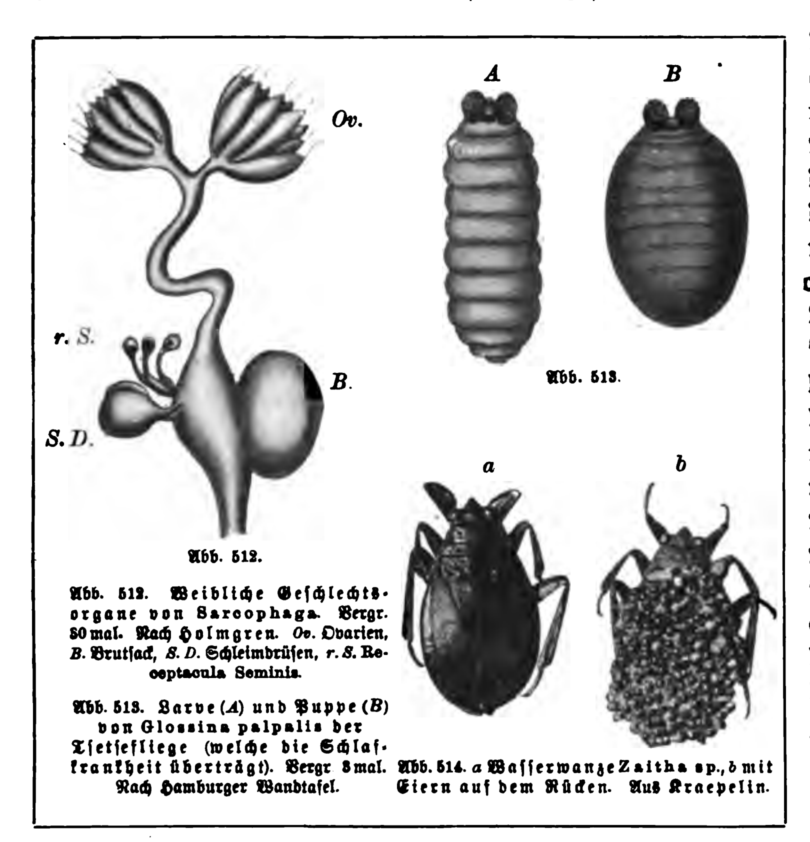


Abb. 512. Weibliche Geschlechtsorgane von Sarcophaga. Vergr. 80 mal. Nach Holmgren. *Ov.* Ovarien, *B.* Brutsack, *S. D.* Schleimdrüsen, *r. S.* Receptacula Seminis.

Abb. 513. Larve (*A*) und Puppe (*B*) von Glossina palpalis der Tsetsefliege (welche die Schlafkrankheit überträgt). Vergr. 8 mal. Nach Hamburger Wandtafel.

Abb. 514. *a* Wasserwanze Zaitha sp., *b* mit Eiern auf dem Rücken. Aus Kraepelin.

der Schaflausfliege (Melophagus ovinus), monströs entwickelte Anhangsdrüsen vorhanden, deren Sekret zur Ernährung der Embryonen dient. Wie die Viviparie bei den Insekten sich entwickelt haben mag, dafür geben uns Beobachtungen gerade an Dipteren wichtige Hinweise. Bei ihnen entwickeln sich die Eier sehr rasch; so kommt es nicht selten vor, daß bei einer Eiablage in der Vagina zufällig zurückgebliebene Eier schon zu fertigen Larven entwickelt sind, wenn die nächste Portion Eier abgelegt wird. Sie werden dann in fertig entwickeltem Zustande gleichzeitig mit den Eiern abgelegt oder richtiger geboren.

Während wir bei den Insekten später bei Betrachtung der staatenbildenden Formen noch sehr komplizierte Formen der Brutversorgung bei bereits ausgeschlüpften Nachkommen kennen lernen werden, ist Brutpflege an der Außenseite des eigenen Körpers in dieser Tiergruppe sehr selten. Es wären da nur einige Wasserwanzen zu erwähnen, z. B. die Gattungen Diplonychus und Zaitha, bei denen das Männchen die Eier in einer gleichmäßigen Schicht auf seinem Rücken ausgebreitet mit sich trägt.

Brutpflege am und im Körper des Elterntieres tritt uns in der größten Komplikation und Mannigfaltigkeit bei den Wirbeltieren entgegen. Und zwar finden wir sie mit Ausnahme der Vögel, deren Ooviviparie wir bereits erwähnt haben, bei allen Klassen der Wirbeltiere. Schon unter den niederen Fischen, bei den Haien, ist die Viviparie weit verbreitet. Ja, wir können sagen, daß es mehr vivipare Haie gibt als eierlegende Formen, und zwar sind alle Hoch- und Tiefseehaie vivipar, also alle jene Formen, welche durch ihre Lebensweise von einem für die Entwicklung der Eier günstigen Untergrund ferngehalten werden. Vielfach handelt es sich bei ihnen noch um typische Ooviviparie, indem im Ovidukt des Weibchens das Ei bzw. der sich entwickelnde Embryo noch von einer allerdings dünnen hornigen Eischale umgeben ist, welche erst kurz vor der Geburt sich auflöst. Wir finden bei den Haien alle möglichen Entwicklungsstadien der Bruternährung vom Körper des Muttertieres aus, selbst Einrichtungen von einer solchen Vollkommenheit, daß wir sie mit den bei den Säugetieren vorkommenden vergleichen können. Wir wollen sie daher erst mit jenen im Zusammenhang betrachten. Nur eine der bei den Haien vorkommenden Formen der Brut-

ernährung sei schon hier erwähnt. Bei vielen niederen Tieren, so bei den Cladoceren, erhält das Ei seinen Nahrungsvorrat dadurch, daß es mit mehreren anderen Eizellen verschmilzt, deren Substanz mit zur Ernährung des einen später entstehenden Embryos dient. In anderen Fällen, z. B. bei Turbellarien und Trematoden, werden besondere Nährzellen, sog. Dotterzellen, jeder Eizelle beigegeben. Bei einer Reihe von Gruppen frißt aber der sich entwickelnde Embryo einen Teil der gleichzeitig abgelegten Eizellen oder gar der sich gleichzeitig entwickelnden Geschwisterembryonen auf. Solches kommt z. B. bei Oligochaeten vor. Ähnlich verhält sich der Embryo mancher Haie, z. B. von Lamniden. Ich habe in Japan die Eier eines Lamniden gesammelt, welche die größten bisher bekannten Tiereier sind. Der Embryo trägt einen Dottersack von 22 cm Durchmesser (vgl. Abb. 515), also einen viel größeren als ein Straußenembryo. Dieser ist unter Bildung eines sog. „Dottermagens" entstanden, indem eine Anzahl Geschwistereizellen von dem sich einzig entwickelnden Embryo verschluckt wurden. Bei den Knochenfischen gibt es eine ganze Anzahl lebendgebärender Formen. Als solche wären unter den marinen Fischen z. B. Zoarces viviparus Cuv., die sog. Aalmutter und andere Blenniiden oder Schleimfische, ferner die im Norden des Stillen Ozeans in zahlreichen Arten vertretenen Embiotociden anzuführen. Abb. 516 zeigt die Lage der hier in größerer Anzahl sich gleichzeitig entwickelnden Jungen im Mutterleibe bei Ditrema temminckii, einer nordjapanischen Form, die ich selbst in ihrer Heimat zu beobachten Gelegenheit hatte. Ganz besonders bekannt sind neuerdings die so viel in Aquarien gehaltenen lebend gebärenden Zahnkärpflinge (Cyprinodonten) geworden. Diese kleinen zierlichen Fischchen, welche in Süß- und Brackwasser der verschiedenen Erdgegenden vorkommen, zeigen einen großen Dimorphismus der beiden Geschlechter. Bei den Gattungen Fitzroyia, Mollienisia, Poe-

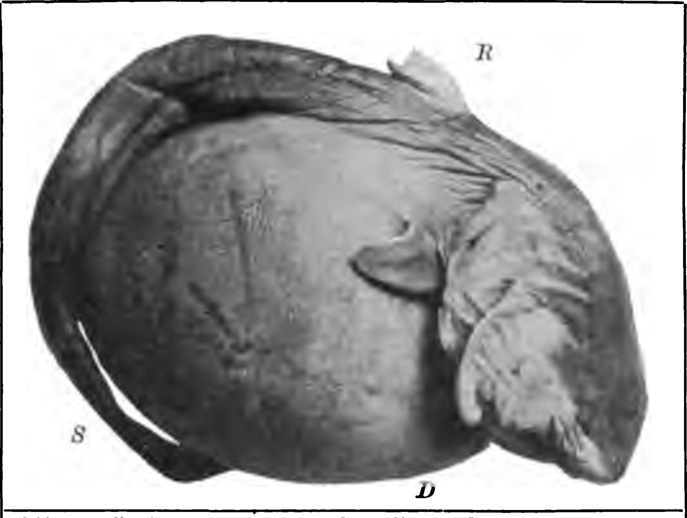


Abb. 515. Riesiges Ei eines zur Familie der Lamniden gehörigen Haies. Nat. Länge des Durchmessers 22 cm. *R* Rückenflosse, *S* Schwanz des Embryos; *D* Dottersack. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

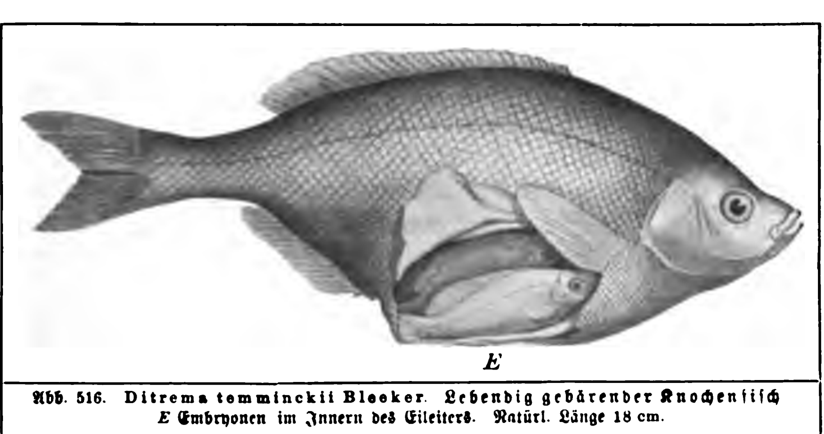


Abb. 516. Ditrema temminckii Bleeker. Lebendig gebärender Knochenfisch *E* Embryonen im Innern des Eileiters. Natürl. Länge 18 cm.



Abb. 517. Seepferdchen (Hippocampus antiquorum Leach) ♂ mit gefüllter Bruttasche. Etwas vergr. Orig. nach der Natur.

cilia, Girardinus, Gambusia, Amblyopsis besitzen die Männchen, welche sehr viel kleiner und schwächer als die Weibchen sind, ein Kopulationsorgan, welches aus der umgebildeten Analflosse entstanden ist. Mit dessen Hilfe kommt eine innere Befruchtung des Weibchens zustande, wobei das aufgenommene Sperma längere Zeit am Leben bleibt und somit zu wiederholten Malen Befruchtung der Eier vermitteln kann. Es werden jeweils die am Rande des Ovariums reifenden Eier befruchtet, und die Entwicklung geht an Ort und Stelle vor sich. Die jungen Tiere werden in vollkommen ausgebildetem Zustand vom Weibchen durch den Genitalporus geboren. Ein einmal befruchtetes Weibchen kann mehrere Portionen von Jungen zur Welt bringen.

Wir haben oben schon davon gehört, daß bei den Fischen vielfach die Männchen bei der Brutpflege eine besondere Rolle spielen. Das bewahrheitet sich auch bei der Brutpflege, die am eigenen Körper, z. B. bei den Büschelkiemern (Lophobranchia), durchgeführt wird. Bei den Seepferdchen (Hippokampiden) und Seenadeln (Syngnathiden) sind die Männchen mit eigentümlichen Bruttaschen an der Bauchseite versehen, in welche sie die vom Weibchen abgelegten Eier alsbald aufnehmen und in denen sie auch noch die ausgeschlüpften Jungen längere Zeit mit sich herumtransportieren. Man kann die heranwachsenden Jungen aus der Bruttasche herausschwimmen und in sie zurückkehren sehen. Bei einer einzigen Gattung des Indischen Ozeans, Solenostoma, ist es das Weibchen, welches die Eier in einer aus den Bauchflossen gebildeten Bruttasche mit sich herumträgt. Bei einer Reihe von brutpflegenden Knochenfischen trägt das Eltertier auch zur Ernährung der Embryonen bei. Das ist z. B. bei den eben erwähnten Büschelkiemern der Fall. Zwar gibt es auch unter ihnen Formen, bei denen die Eier dem Männchen nur äußerlich anhaften, so die Seenadel Nerophis ophidion L. der Nord- und Ostsee, bei der sie mit Schleim an das Epithel der Haut angeheftet werden, welches sie mit seichten wabenähnlich aussehenden Gruben umgibt. Aber bei Siphonostoma typhle L. sowie S. dumerili und rondeletii entsteht schwanzwärts vom After eine Tasche, die von nur aneinandergepreßten Hautduplikaturen gebildet wird. Nach den Untersuchungen von Cohn, Petersen und Kolster ist die Wand dieser Tasche reichlich von Blutgefäßen durchsetzt, das Epithel umschließt auch hier durch Wabenbildung die Eier. Diese liegen in einem Schleim, der aus dem Epithel transsudiert, und welcher reichlich außer Fett rote und weiße Blutkörperchen enthält. Ein solches Transsudat findet sich auch in dem von vornherein geschlossenen Brutsack der Seepferdchen. Sobald die jungen Fischchen die Eischale verlassen

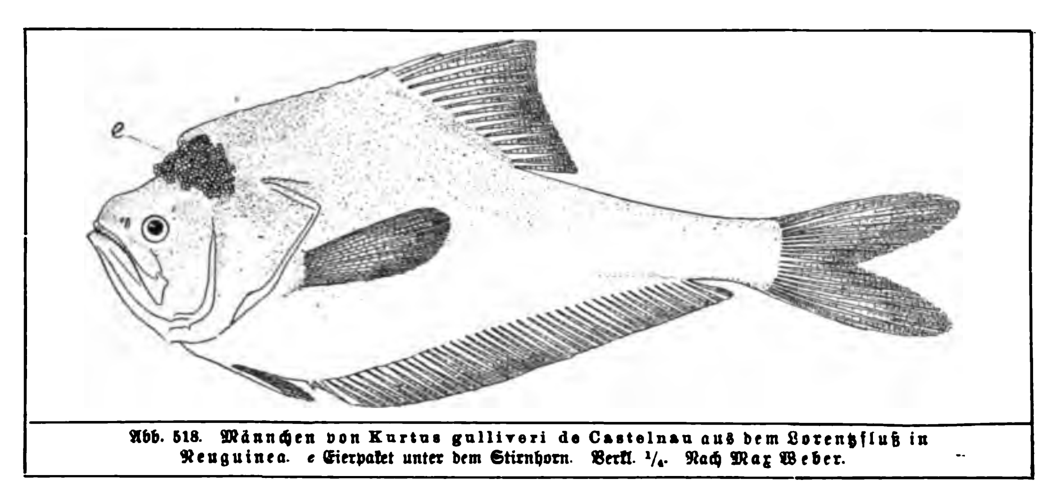


Abb. 518. Männchen von Kurtus gulliveri de Castelnau aus dem Lorentzfluß in Neuguinea. e Eierpaket unter dem Stirnhorn. Verkl. 1/4. Nach Max Weber.

haben, fressen sie von diesem Brei, wie durch den Nachweis desselben in ihrem Magen und Anfangsdarm gezeigt wurde.

Ebenso werden die jungen Fischchen im Mutterleib bei manchen viviparen Arten ernährt, bei denen sie bei Sprengung der Eischalen noch längere Zeit in den Ovarialschläuchen verweilen und stärker heranwachsen, als auf Kosten des kleinen Dottersackes möglich wäre. Das ist nach Eigenmann bei Cymatogaster aggregatus der Fall, und bei dem oben genannten Zoarces viviparus Cuv. ist es durch Stuhlmann und besonders Kolster sicher bewiesen. Nach letzterem besteht der Nahrungsbrei, den die jungen Zoarces schlucken, aus lymphoidem Transsudat, Glykogen und Fett, dazu zerfallenden Zellen, welche teils Epithelzellen, Lymphocythen, rote und weiße Blutkörperchen sind, zum Teil sogar der Bruternährung geopfertem Bindegewebe entstammen.

An allen möglichen anderen Stellen des Körpers können Knochenfische ihre Eier tragen. So hat Lorentz in Neuguinea einen in den Flüssen lebenden Fisch gefunden, der nach Max Weber ein Paket durch feine Fäden zusammengehaltener Eier an der Stirn unter einem merkwürdigen, hornartigen Fortsatz eingeklemmt trägt. Und zwar ist es hier das Männchen des zu der kleinen Familie der Kurtidae gehörigen Fischs (Kurtus gulliveri de Castelnau), welches die Brutpflege besorgt (Abb. 518). Wiederum das Weibchen ist es, welches bei dem südamerikanischen Wels Aspredo (Abb. 519) sich die Eier nach der Befruchtung an die Haut der Bauchseite anklebt, wobei jedes Ei in einer Art von kleinem Napf eingeschlossen ist. Vielfach sind es auch die Weibchen, welche bei den übrigen Welsen (Siluridae) die Eier und die junge Brut zum Schutz in ihr Maul aufnehmen, was auch bei Cichliden und Apogoniden vorkommt. Während die Siluriden zu den niederen Knochenfischen gerechnet werden, gehören die Cichliden, bei denen wir die gleiche eigentümliche Gewohnheit vorfinden, zu den am höchsten differenzierten Knochenfischen, nämlich in die Verwandtschaft der Barsche. Die Welse, bei denen diese merkwürdige Gewohnheit beobachtet worden ist, gehören zu den Gattungen Arius, Osteogeniosus und Galeichthys. Die indischen Arius-Arten tragen alle ihre Eier im Mund, wobei die ganze Mundhöhle bis zu den Kiemen angefüllt ist, und nach Day haben die Männchen während dieser Bruttätigkeit stets einen vollkommen leeren Darmtraktus. Ähnliches scheint bei Arius commersonii der Fall zu sein, einem mächtigen Wels von Rio grande in Brasilien, dessen große Eier 18 mm im Durchmesser besitzen. So kann es uns nicht verwundern, daß bei manchen Formen, so bei den Bagrus-Arten in Surinam, nach Weyman die Mund- und Kiemenhöhle durch die Eimassen stark ausgedehnt wird. Die Tatsache, daß

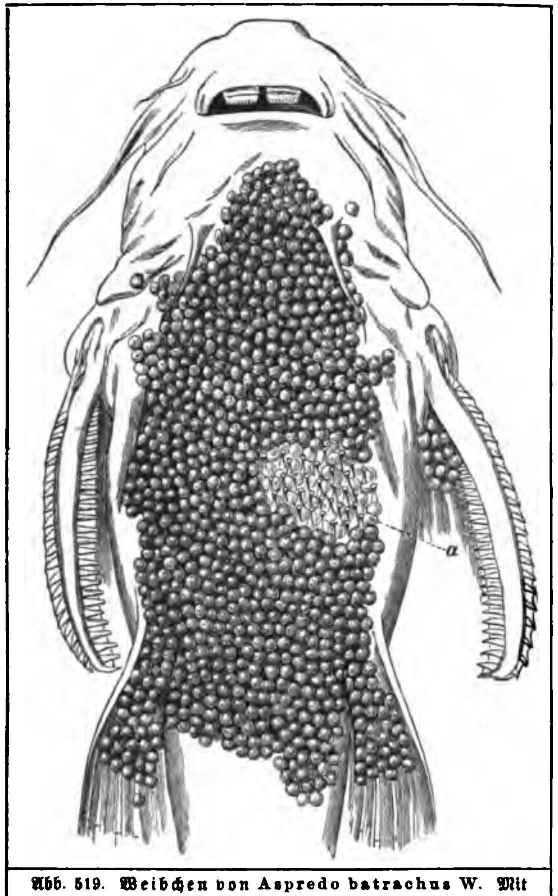


Abb. 519. Weibchen von Aspredo batrachus W. Mit den an der Bauchhaut befestigten Eiern; bei *a* sind diese entfernt, um die Struktur der Bauchhaut zu zeigen. Verkl. 4/5. Nach Günther.

die Embryonen in der Mundhöhle ihrer Väter auffallend groß und schwer werden, hat manche Untersucher zu der Meinung veranlaßt, daß sie von dem Vater auch in irgendeiner Form, etwa durch Schleimproduktion der Mundhöhle, ernährt werden. Bei den afrikanischen Cichliden sind es stets die Weibchen, welche die Eier im Munde transportieren. Bei asiatischen und amerikanischen Formen ist es zweifelhaft, ob nicht z. T. die Männchen die Beschützer sind. Bei Geophagus brasiliensis und ähnlichen Formen sind scheinbar Männchen und Weibchen gleichmäßig an der Brutpflege beteiligt. Es scheint aber, daß diese Tiere die Eier nur vorübergehend ins Maul nehmen, um sie an geeignete Stellen zu bringen; die ausgeschlüpften Jungen dagegen werden bei Gefahr immer wieder ins Maul aufgenommen. So hat Hensel in Südbrasilien bei Geophagus scymnophilus beobachtet, daß das alte Tier eine große Anzahl recht stattlicher Jungen in das Maul aufnahm, wobei letztere dicht aneinander gedrängt mit den Köpfen gegen die Kiemen des Alten angeordnet waren. Bei der jetzt in Aquarien viel gehaltenen, aus Ägypten stammenden Paratilapia multicolor Schoeller ist es wieder die Mutter, welche sowohl Eier als auch Junge in ihr Maul aufnimmt.

Haben wir früher schon von höchst bemerkenswerten Formen der Brutpflege bei den Amphibien gehört, so sind die Methoden der Brutversorgung am eigenen Körper bei dieser Gruppe nicht minder seltsam und der Erwähnung wert.

Bei Baumfröschen der Tropen, deren Ernährung sie zwingt, dem Wasser fern zu bleiben, ist es beobachtet worden, daß die Tiere zwar zum Eierlegen und zur Begattung ins Wasser gehen, daß dort auch die Jungen sich entwickeln; wenn letztere aber zu Kaulquappen geworden sind, dann heften sie sich z. B., bei den Gattungen Dendrobates und Phyllobates, mit ihren Sauglippen an den Rücken der Eltern. Bei Phyllobates trinitatis wurde festgestellt, daß der Vater der Transporteur ist, und man ist zu der Deutung geneigt, daß es bei dieser Form der Brutpflege sich tatsächlich um einen Transport von einem mit Austrocknung bedrohten Tümpel in einen geeigneteren handelt. Bei Zooglossus (-Arthroleptis) seychellensis, einem kleinen Frosch der Seychellen, welcher dort in feuchten Wäldern der Bergregionen in 15—1800 m Höhe vorkommt, hat Brauer beobachtet, daß die Eier unter totem Laub abgelegt werden, und daß die Kaulquappen, sobald sie ausgeschlüpft sind, sich mit Hilfe ihrer Schwänze auf den Rücken des Vaters hinaufarbeiten, wo sie sich teils mit ihren Saug-

lippen festhalten, teils durch ein Sekret angeheftet werden, das von der Rückenhaut des Männchens produziert wird (Abb. 520). Es handelt sich in diesem Fall um kiemenlose Kaulquappen, welche ihre ganze Metamorphose in feuchter Luft durchmachen. Während die zwischen den Transporten in Tümpeln sich selbstständig ernährenden Larven von Phyllobates die hierzu nötigen Hornkiefer besitzen, fehlen solche der nur von dem von der Mutter mitgegebenen Dottervorrat ernährten Larve von Zooglossus. In Gruben der Bauchhaut sind bei dem Weibchen von Rhacophorus reticulatus, einem ceylonischen Baumfrosch, die 15 bis 20 Eier befestigt, die dort wohl auch einen großen Teil ihrer Entwicklung durchmachen.

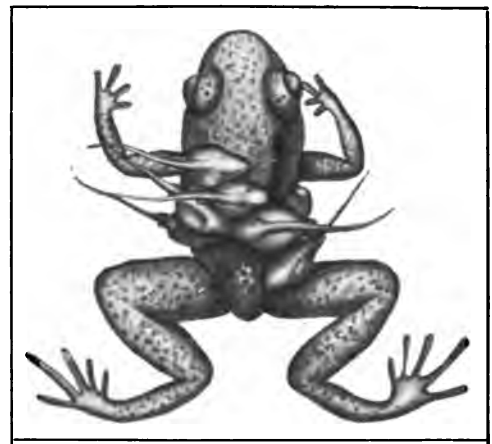


Abb. 520. Zooglossus (Arthroleptis) seychellensis mit Larven auf dem Rücken. Nat. Größe. Nach Brauer.

Eine direkte Entwicklung, wie bei den früher S. 592 besprochenen Hylodes-Arten, findet statt bei Mantophryne robusta, einem Frosch Neuguineas, bei welchem das Männchen am Land über dem Klumpen von 17 großen dotterreichen, in einer gallertigen Hülle eingeschlossenen Eiern sitzt, indem es sie mit beiden Händen an seinen Körper preßt. Damit berührt sich dieses Tier in seiner Brutpflege mit unserer einheimischen Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans. Bei dieser Art findet Begattung und Eiablage an Land statt. Das Männchen umarmt das Weibchen wie bei unsern übrigen Fröschen, und nachdem es dessen Kloakenregion mit seinen Hinterfüßen abgerieben hat, streckt das Weibchen seine Hinterbeine weit aus; das Männchen legt die seinigen zwischen sie, mit gebogenen Knieen, aufgerichteten und eng zusammengepreßten Fersen. So bildet es eine Art von Korb, um die plötzlich ausgestoßenen Eier aufzufangen. Diese, in gallertartige Hüllen eingeschlossen, die miteinander durch elastische Fäden zusammenhängen, bilden zunächst eine dicke Masse. Wenn die Eier ausgestoßen sind, läßt das Männchen die Hüften des Weibchens los und schiebt sich bis in die Kopfregion weiter. Dann werden die Eier befruchtet. Nach ein paar Minuten Rast werden die Eischnüre durch Bewegungen des Männchens um dessen Beine gewickelt und in dieser Anordnung während ihrer Entwicklung herumgetragen (Abb. 521). Das Männchen ist so wenig durch sie behindert, daß es manchmal noch eine zweite Begattung eingeht, um eine zweite Last von Eierschnüren auf sich zu nehmen. Es bleibt während der nächsten drei Wochen an Land und geht höchstens in sehr trockenen

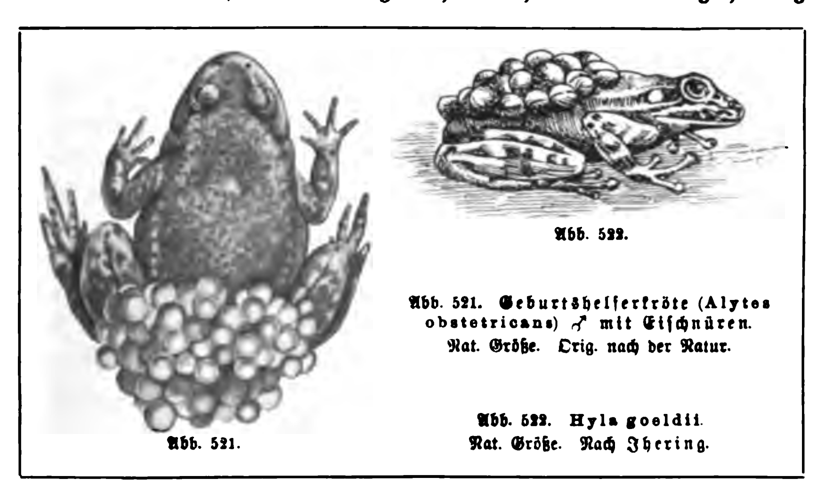


Abb. 521. Abb. 522.

Abb. 521. Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) ♂ mit Eischnüren. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Abb. 522. Hyla goeldii. Nat. Größe. Nach Ihering.

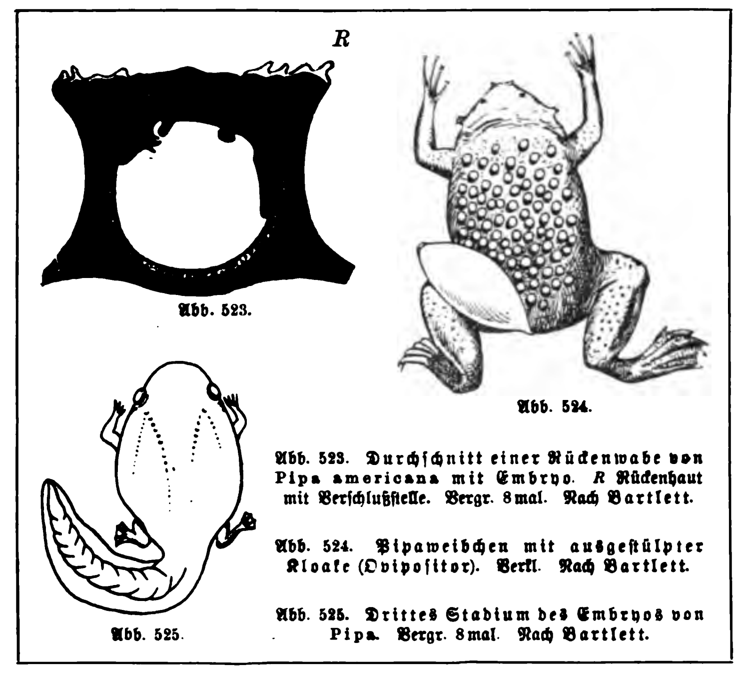


Abb. 523. Durchschnitt einer Rückenwabe von Pipa americana mit Embryo. R Rückenhaut mit Verschlußstelle. Vergr. 8mal. Nach Bartlett.

Abb. 524. Pipaweibchen mit ausgestülpter Kloake (Ovipositor). Verkl. Nach Bartlett.

Abb. 525. Drittes Stadium des Embryos von Pipa. Vergr. 8mal. Nach Bartlett.

Nächten für kurze Momente ins Wasser. Aber nach den drei Wochen begibt sich das Männchen in einen Teich oder Tümpel, wo nun die zu kleinen fußlosen Kaulquappen entwickelten Larven sich durch die Gallerte der Eischnüre durchnagen. Der Vater verläßt das Wasser erst dann wieder, wenn alle Jungen, die von da an wie gewöhnliche Frösche im Wasser sich weiter entwickeln, ausgeschlüpft sind. Eine ähnliche Form der Brutpflege muß ein brasilianischer Baumfrosch Hyla goeldii besitzen. Hier ist es das Weibchen, auf dessen Rücken man ein einschichtiges Paket von 26 Eiern gefunden hat. Dasselbe wurde gestützt durch eine schmale Hautfalte, die sich an den Seiten des Rückens hinzog (Abb. 522). Sie läßt uns verstehen, wie die Rückentasche, die wir gleich nachher bei der Gattung Nototrema kennen lernen werden, entstanden sein mag. In ähnlicher Weise wie H. goeldii tragen andere südamerikanische Baumfrösche, so Hyla evansii und Ceratohyla bubalus, letztere ein Bewohner der Anden von Ecuador, Bolivia und Peru, ihre Eier auf dem Rücken. Diese entwickeln sich direkt zu kleinen Fröschen und besitzen die gleichen merkwürdigen Atemeinrichtungen, welche wir bei Nototrema kennen lernen werden.

Während bei den genannten Formen die Eier in der Haut des sie tragenden alten Tieres nur eine leichte Grube verursachen, treten bei der Wabenkröte, Pipa americana, einer in Guyana und Nordbrasilien häufigen Form, während der Tragzeit Hautwucherungen auf dem Rücken des Muttertieres auf. Sie trägt nämlich auch die Eier und Embryonen auf dem Rücken; jedes Ei wird durch Hautwucherung in eine zellenartige Grube von 10 bis 15 mm Tiefe eingeschlossen, die schließlich von einem feinen Häutchen von oben verschlossen wird, welch letzteres nach Leydig ein Sekretionsprodukt von Hautdrüsen ist, während Klinckowström es von der Eihülle ableitet (Abb. 523). Die Zwischenwände zwischen den Waben sind sehr gefäßreich; ihr Pflasterepithel scheidet eine Gallerte ab, die wahrscheinlich zur Ernährung der Embryonen dient. Da ungefähr 100 Eier (beobachtet 40—114) auf dem Rücken eines Weibchens Platz finden, so sieht dieser während der Tragzeit wie eine Bienenwabe aus. Die Eier, deren Durchmesser 6—7 mm beträgt, werden während der Begattung, die unter Umarmung stattfindet, mittels eines merkwürdigen blasenähnlichen Fortsatzes, eines Ovipositors, von dem Weibchen selbst auf seinen Rücken gebracht, wobei scheinbar das Männchen mithilft. Der Ovipositor ragt dann weit aus der Kloakenöffnung hervor und ist selbst ein ausstülpbarer Teil der Kloake (Abb. 524). Die Eier entwickeln sich auf dem Rücken der Wabenkröte bis zu fertigen schwanzlosen Stadien (Abb. 526); während der Entwicklung

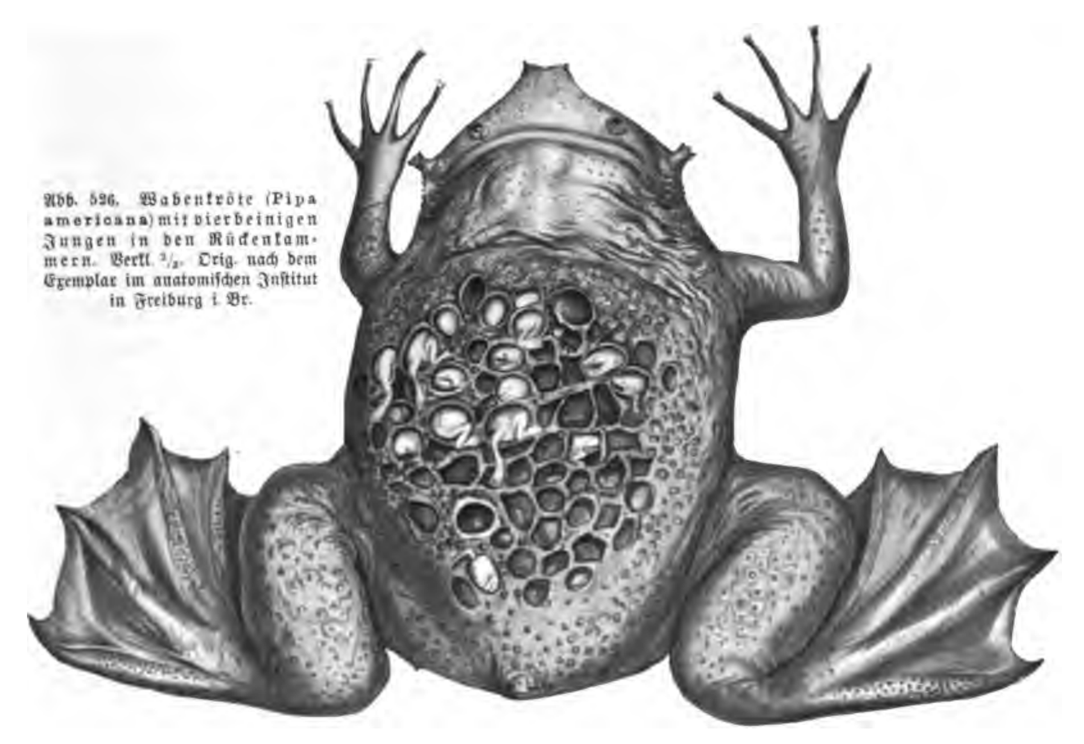


Abb. 526. Wabenkröte (Pipa americana) mit vierbeinigen Jungen in den Rückenkammern. Verkl. $^2/_3$. Orig. nach dem Exemplar im anatomischen Institut in Freiburg i. Br.

treten allerdings äußere Kiemen und ein langer Schwanz auf, der wahrscheinlich im Dienst der Respiration funktioniert (Abb. 525).

Bei den ebenfalls südamerikanischen Baumfröschen der Gattung Nototrema werden auch die sämtlichen Eier von dem Weibchen auf dem Rücken getragen, und zwar merkwürdigerweise in einer großen einheitlichen Rückentasche, die sich während der Fortpflanzungsperiode durch Faltungen der Rückenhaut bildet. Es ist also die Innenseite dieser Rückentasche von äußerem Hautepithel überzogen. Die Bildung der Tasche beginnt von hinten, und es bleibt ein kleines Loch oberhalb des Anus als Öffnung übrig (vgl. Abb. 527 bei Nototrema pygmaeum). Bei Nototrema marsupiatum und N. plumbeum sind in der stark gedehnten Rückentasche etwa 100 große Eier enthalten, welche als Kaulquappen in das Wasser entlassen werden. Bei andern Arten, so N. oviferum, N. testudineum, N. fissipes, N. cornutum, findet man bei einem Weibchen nur 4—16 sehr große Eier, deren Entwicklung vollkommen in der Rückentasche abläuft. Bei diesen Arten haben die jungen Tiere während ihrer Entwicklung sehr merkwürdige Atemorgane entwickelt; es ragen nämlich beiderseits lange Stränge aus ihrer Halsregion hervor, welche aus dem zweiten und dritten Kiemenbogen entspringen. Diese Stränge tragen an ihrem Ende lotosblattähnlich gestaltete Membranen, die, während die Larve sich entwickelt, sich wie eine Hülle um sie schlagen. Sie erinnern geradezu an eine Embryonalhülle und sind auf ihrer Fläche von einem feinen Netz von Blutgefäßen durchzogen, welche mit einer im Stiel verlaufenden Vene und Arterie kommunizieren. Man hat diese Bildungen direkt als Allantoiskiemen bezeichnet (Abb. 528).

Ähnlich, wie wir dies bei den Siluriden und Cichliden unter den Fischen kennen gelernt haben, trägt auch das Weibchen eines westafrikanischen Baumfrosches (Hylambates breviceps) seine wenigen großen Eier im Munde. Die merkwürdigste Form der Brutpflege unter den Fröschen finden wir aber bei der chilenischen Art Rhinoderma darwinii D. B. Hier

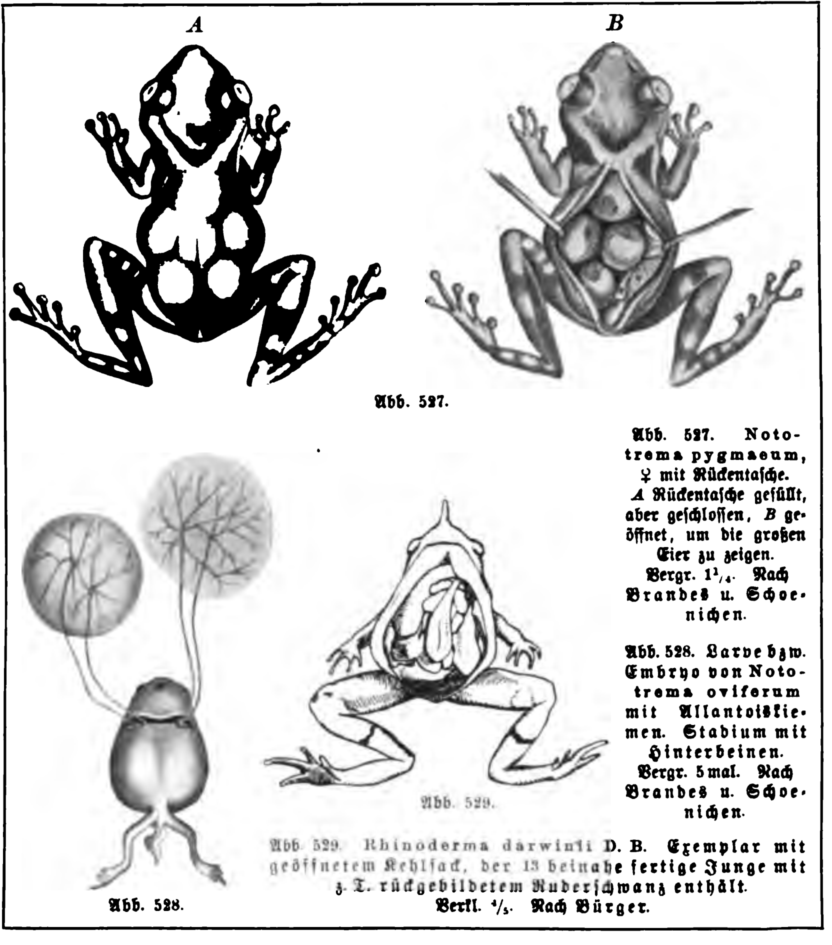


Abb. 527. Nototrema pygmaeum, ♀ mit Rückentasche. *A* Rückentasche gefüllt, aber geschlossen, *B* geöffnet, um die großen Eier zu zeigen. Vergr. $1\frac{1}{4}$. Nach Brandes u. Schoenichen.

Abb. 528. Larve bzw. Embryo von Nototrema oviferum mit Allantoiskiemen. Stadium mit Hinterbeinen. Vergr. 5mal. Nach Brandes u. Schoenichen.

Abb. 529. Rhinoderma darwinii D. B. Exemplar mit geöffnetem Kehlsack, der 13 beinahe fertige Junge mit z. T. rückgebildetem Ruderschwanz enthält. Verkl. $\frac{4}{5}$. Nach Bürger.

finden sich die Jungen in Kehlsäcken des Vaters, wo sie ihre ganze Entwicklung bis zu fertigen schwanzlosen Fröschchen durchmachen. Diese Kehlsäcke sind nichts anderes als die bei männlichen Fröschen regelmäßig vorkommenden Schallblasen; sie münden dementsprechend zu beiden Seiten der Zunge in die Mundhöhle. Während die 5—15 Eier sich entwickeln, dehnen sich die Säcke allmählich über den ganzen Bauch ihres Trägers aus. Bürger glaubt, daß die mit der Rückenseite der blutgefäßreichen Wand des Kehlsacks anliegenden Jungen in der zweiten Periode ihrer Entwicklung vom Vater auf osmotischem Wege ernährt werden. (?) Die Jungen werden als fertige kleine Frösche durch den Mund zur Welt gebracht.

Auch unter den Schwanzlurchen finden sich einige wenige Brutpflegeerscheinungen, welche an die hier erörterten anzuschließen sind: Desmognathus fusca, ein kleiner Wassersalamander, welcher Bäche der östlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika bewohnt, bildet ähnliche Eierschnüre, wie wir sie schon bei der Geburtshelferkröte kennen gelernt haben. Das Weibchen schlingt diese Schnüre um seinen Körper oder bildet ein kleines Bündel aus ihnen auf seinem Rücken und verweilt mit ihnen auf dem Lande, bis es sie in einem ähnlichen Entwicklungszustand, wie das bei Alytes der Fall ist, ins Wasser bringt.

Auch eigentliche Viviparie kommt bei den Amphibien vor, und zwar sind neuerdings sogar zwei Froschlurche entdeckt worden, die beide in Ostafrika vorkommen: Pseudophryne vivipara und Nectophryne tornieri, bei denen man im Eileiter weit entwickelte Larven gefunden hat. Viel genauer erforscht ist die schon lange bekannte Viviparie bei den Salamandern. Es kommen bei uns zwei Arten von Landsalamandern vor, von denen der bekannteste der gelbgefleckte Feuersalamander (Salamandra maculosa) ist. Er ist ein Bewohner des Flachlandes und geht in die Berge bis höchstens 1000 m. Wie er den Haupt-

teil seines Lebens an Land verbringt, so findet auch die Paarung an Land statt. Einige Monate nach derselben sucht das Weibchen Wassertümpel auf, in denen es seine zahlreichen, 10—15, kleinen Larven zur Welt bringt; d. h. innerhalb der alsbald gesprengten Eihaut ablegt. Dieselben haben sich im erweiterten Ovidukt entwickelt, besitzen einen langen von den Seiten her zusammengedrückten Schwanz und vier wohlentwickelte Extremitäten. Zur Zeit der Geburt haben sie auch äußere Kiemen. Der schwarze Salamander, das sogenannte Petermännchen (Salamandra atra), ist ein Gebirgstier. Zwischen 700—3000 m Höhe findet man ihn vor allem in den Alpen häufig. Sein Verbreitungsgebiet ist für das Tümpelleben der Larven nicht sehr günstig, und so sehen wir denn beim Alpensalamander die Jungen im Uterus der Mutter ihre ganze Entwicklungszeit durchmachen. Es werden nur zwei Junge von einer Mutter zur Welt gebracht, unter normalen Umständen ganz selten drei oder vier. Die neugeborenen Jungen sind sehr groß, wenn die Mutter etwa 12 cm lang ist, so können sie selbst bis zu 5 cm messen. Bei der Geburt haben die Jungen den drehrunden Schwanz des Landsalamanders und keine Spur von Kiemen. Die geringe Anzahl von Nachkommen ist auf Unterdrückung einer größeren Anzahl von Keimanlagen zurückzuführen. Im Uterus sind zunächst zahlreiche (40—60) Eier enthalten, aber in jeder Uterushälfte kommt nur eines zur Entwicklung, welches den Dotter der andern Eier zu seiner eigenen Ernährung verwendet; es ist nach Wiedersheim dasjenige, welches der äußeren Geschlechtsöffnung am nächsten liegt. Zunächst entwickelt es sich wie ein normaler Embryo, von seinem eigenen Dotter zehrend. Dann, schon als kleine Larve nimmt es durch seinen Mund den aus den zugrunde gegangenen übrigen Eiern entstandenen Dotterbrei auf. Schließlich, wenn dieser aufgezehrt ist, wird das Tier durch eine ernährende Flüssigkeit erhalten, welche aus der Uteruswand der Mutter stammt. Sie besteht aus allen möglichen mütterlichen Gewebebestandteilen: zunächst transsudiert reichlich Lymphe, Partien des Schleimhautepithels schülfern sich ab, in der Submokosa kommt es zu Blutungen, rote und weiße Blutkörperchen treten in Massen in den Nährbrei über. Schließlich ist ein großer Teil der Schleimhaut des Uterus (bzw. Ovidukts) verbraucht. Die Resorption erfolgt durch lange blutrote äußere Kiemen, welche geradezu wie die Chorionzotten beim Säugetierembryo funktionieren. Wenn der Embryo aus dem Uterus herausgeschnitten wird, so kann er, der dann wie der Embryo von S. maculosa aussieht, im Wasser sich selbst ernähren, wächst heran und kommt gut fort. Hat er dann schon seine langen Uteruskiemen, so werden diese rückgebildet und durch andere Kiemen ersetzt, die vollkommen denjenigen der Larven von S. maculosa gleichen. Es scheint, daß in der Natur gelegentlich unter dem Einfluß der äußeren Bedingungen beide Salamanderarten die Fortpflanzungsmethode jeweils des anderen Gattungsgenossen annehmen können. Kammerer ist es gelungen, experimentell sowohl Salamandra maculosa zum Gebären fertig entwickelter Jungen als auch S. atra zur Hervorbringung noch unentwickelter Larven zu zwingen. Wir werden in einem späteren Kapitel von diesen Dingen noch Genaueres hören. Von dem schon im ersten Band S. 219 erwähnten und abgebildeten italienischen Höhlensalamander (Spelerpes fuscus) ist ebenfalls die Hervorbringung fertig entwickelter Jungen bekannt geworden. Unter den fußlosen Amphibien oder Coecilien sind auch einige Formen lebendig gebärend, so z. B. Dermophis thomensis.

Bei den Reptilien haben wir nicht viel Fälle von komplizierterer Brutpflege bisher zu konstatieren gehabt. Die meisten von ihnen sind ovipar, und das einfache Verstecken der Eier scheint bei den meisten von ihnen eine genügende Brutversorgung zu sein. Es gibt immerhin eine Anzahl von Formen, die wir als ovovivipar und bis zu einem gewissen Grade als vivipar bezeichnen können. — Unsere Bergeidechse, (Lacerta vivipara) legt ihre Eier in

einem Moment ab, in welchem sie schon vollkommen entwickelte junge Tiere enthalten. Während der Geburt oder unmittelbar vorher platzen die Eihüllen. Im Gegensatz dazu ist eine australische Eidechse, Trachysaurus rugosus, wirklich lebend gebärend, da die harte lederige Schale, die sonst für die Reptilieneier charakteristisch ist, bei ihr gar nicht zur Ausbildung gelangt. Lebende Junge bringen auch manche Chamäleone und viele Skinke zur Welt. Bekanntlich ist ja auch unsere Blindschleiche (Anguis fragilis) lebendig gebärend. Unter den Schlangen gibt es eine große Anzahl lebendig gebärender Formen, und zwar sind dies Arten aus ganz verschiedenen Familien, vor allem Viperiden und Colubriden. Unsere Kreuzotter (Vipera berus) bringt 15—20 lebende Junge zur Welt. Lachesis lanceolatus, die Lanzettschlange, erzeugt ihrer noch mehr. Ich habe selbst auf Martinique aus dem Leibe einer solchen 48 vollständig entwickelte Junge herausgeschnitten. Man glaubte bis vor kurzem, daß alle Viperiden lebendig gebärend seien; man muß aber sagen, daß sie alle nur ovovivipar sind, und daß sogar eine Anzahl von ihnen Eier legt. Letzteres ist z. B. der Fall bei der ostindischen Lachesis monticola, bei der tropisch amerikanischen Lachesis muta, dem sogenannten Buschmeister, und bei der afrikanischen Gattung Atractaspis. Von lebendgebärenden Kolubriden erwähne ich unsere glatte Natter (Coronella laevis). Unter den Riesenschlangen sind die Boiden lebendgebärend, während, wie wir früher schon gesehen haben (S. 593), die Pythoniden Eier ablegen. Manchmal können wir eine gewisse Beziehung zwischen der Produktion der Nachkommenschaft und der Lebensweise der alten Tiere feststellen. Die Seeschlangen (Hydrophiinae), welche dauernd pelagisch im Meere leben, sind alle vivipar. Es wird angegeben, daß sie nie das Wasser verlassen; allerdings hat Semper eine Art gerade während der Fortpflanzung auf den Philippinen an Land gesehen. Er gibt an, daß die Weibchen, wenn sie trächtig sind, ans Ufer niedriger Inseln gehen und dort in Steinlöchern am Strand die Jungen gebären und mit ihnen eine Zeitlang beisammen bleiben. So beobachtete er auf Mindanao ein riesiges Weibchen von wahrscheinlich Platurus fasciatus mit 20 über $^1/_2$ m langen Jungen in einem Felsenloch. Lebendiggebärend sind auch die unter der Erde wühlenden Schlangenfamilien der Ilysiidae und Uropeltidae und wahrscheinlich auch die Typhlopiden.

9. Die Brutversorgung bei den Säugetieren.

Weit über die Brutversorgungseinrichtungen, die wir bisher kennen gelernt haben, gehen diejenigen hinaus, welche bei den Säugetieren vorkommen. Wenn wir von Säugetieren sprechen, so denken wir immer zuerst an die Tatsache, daß sie lebende Junge zur Welt bringen und sie noch nach der Geburt durch Produkte des mütterlichen Körpers ernähren. Die ganze Organisation des Säugetieres, wenigstens bei den Vertretern des weiblichen Geschlechtes, ist in hohem Maße durch die Art und Weise, wie die Brut erzeugt und gepflegt wird, beeinflußt. In keiner andern Gruppe des Tierreiches finden wir in der gleichen Weise die Ernährung der Embryonen durch das Muttertier einheitlich durchgeführt. Wir haben allerdings schon bei einer ganzen Anzahl von Tieren gesehen, daß dem Embryo z. B. Drüsenprodukte des Muttertieres während seiner Entwicklung als Nahrung dienen. Wir haben das bei den Cladoceren, bei den Lausfliegen, bei manchen Fischen, bei Amphibien kennen gelernt. In manchen Fällen konnten wir sogar darauf hinweisen, daß die Embryonen besondere Hilfsapparate ausbildeten, mit deren Hilfe sie die von der Mutter dargebotene flüssige Nahrung aufsaugten. Es war dies z. B. der Fall bei der sogenannten Plazentabildung der Skorpione, bei den eigentümlichen Kiemen der Uterusjungen von Salamandra atra. Wir

haben auch bei Besprechung der Fische darauf hingewiesen, daß gewisse Haie, welche lebendig gebärend sind, ihren Jungen im Ovidukt Brutnahrung zuführen. Bei vielen Haiembryonen werden von der Innenwand des Uterus lange Fäden während der Trächtigkeit entwickelt, sogenannte Trophonemata (Abb. 530). Diese sondern eine ernährende Flüssigkeit aus, welche von dem Embryo entweder durch die Blutgefäße seines Dottersackes oder durch den Darm aufgenommen wird. Bei den Rochen Trygon bleekeri und Myliobatis nieuhofii wird nach Alcock das milchige Sekret, welches bei letzterer Art dunkelgelb ist und nach Rindfleisch riecht, von den Embryonen direkt „gefressen" und verdaut. Die Aufnahme des Sekrets erfolgt durch die Spritzlöcher. Jedes Trophonemafilament ist an der Oberfläche mit Muskeln versehen, welche wohl zum Auspressen des „Milchsafts" dienen. Letzterer wurde im Darm des Embryos nachgewiesen. Bei Pteroplatea micrura und Trygon walga, anderen Rochen des Indischen Ozeans, treten nach demselben Autor zwei Bündel von solchen Trophonemen durch die Spritzlöcher in den Embryo ein und führen ihr rahmähnliches, eiweißhaltiges Sekret in seinen Magen. Bei Mustelus, Carcharias- und anderen Haiarten erinnert die Verbindung des Embryos mit dem Uterus der Mutter sehr stark an gewisse Mutterkuchenbildungen, wie wir sie nachher bei Säugetieren kennen lernen werden. Es dringen da Fortsetzungen der von Gefäßen reichlich durchsetzten Wand des Dottersackes in die innere Uteruswand und haften an ihr fest. So kommt durch eine richtige Dottersackplazenta ein Nahrungsaustausch aus den Blutgefäßen der Mutter in diejenigen des Embryos zustande. Die Tatsache der Plazentabildung bei einer Haifischart des Mittelmeeres, bei Mustelus laevis, war schon Aristoteles bekannt.

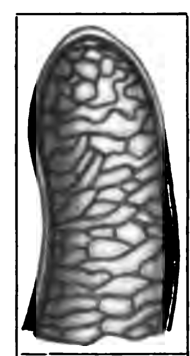


Abb. 530. Ende einer Drüsenzotte (Trophonema) von Pteroplatea micrura. Stark vergr. Nach Alcock.

Nicht bei allen Säugetieren finden wir die Versorgung des Embryos in der gleich vollendeten Form durchgeführt, welche uns bei den höchsten Repräsentanten dieser Klasse entgegentritt. Wie wir bei den Säugetieren zahlreiche Stufen der körperlichen Vervollkommnung feststellen können, so sehen wir auch die Methoden der Fortpflanzung bei ihnen von recht primitiven Stufen bis zu hoher Komplikation ansteigen. Die niedersten Säugetiere, die Kloakentiere (Monotremata), vertreten durch das Schnabeltier Ornithorhynchus anatinus Owen und den Ameisenigel, Echidna hystrix Cuv., sind bekanntlich eierlegende Tiere. Genau genommen müssen wir sie ebenso wie die Vögel als ovovivipare Tiere bezeichnen. Wenn das etwa zwei Zentimeter im Durchmesser messende Ei dieser Tiere abgelegt wird, so enthält es innerhalb seiner lederartigen, an diejenige der Reptilieneier erinnernden, Schale einen schon ziemlich weit entwickelten Embryo (Abb. 531). Das Weibchen bringt bei Echidna wahrscheinlich mit dem Munde bzw. der Schnauze (ob nicht mit der Zunge?) das Ei in die an seiner Bauchregion befindliche Bruttasche, den sogenannten Beutel. In ihm kriecht aus der Eischale ein für

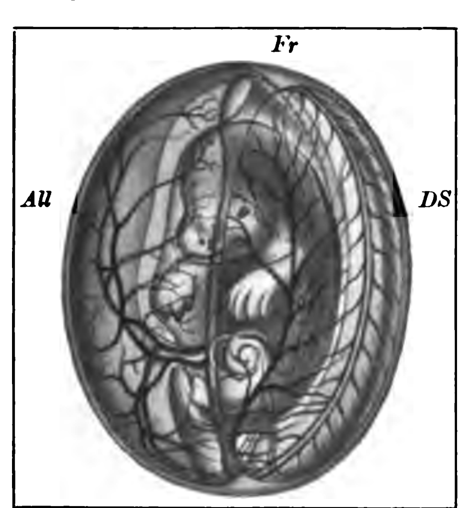


Abb. 531. Embryo von Echidna hystrix Cuv. Der Eischale entnommen in der Eihülle. Im Innern hell durchschimmernd das Amnion. *All* Allantois, *DS* Dottersack, *Fr* Fruchthülle Vergr. 10 mal. Nach Semon.

selbständiges Leben ungeeigneter, noch sehr unentwickelter Embryo aus, welcher von der Mutter lange Zeit herumgetragen wird. Bei Echidna wird jedesmal nur ein einziges Ei befruchtet; Semon hat unter 60 kräftigen Weibchen nur ein einziges Exemplar mit zwei Jungen gefunden. Obwohl bei den Monotremen der rechte Eierstock und der rechte Eileiter entwickelt sind, kommen nur diejenigen der linken Seite zu völliger Reife. Die Befruchtung erfolgt innerlich, und das Ei wächst auch nach der Bildung der Schale noch beträchtlich durch Aufnahme von ernährenden Substanzen aus dem Uterusgewebe der Mutter. Es schien dies bisher ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Eiern der Reptilien und Vögel zu sein, doch ist neuerdings ähnliches für die Vogeleier nachgewiesen worden.

Wenn der Embryo von Echidna die Eischale sprengt, hat er eine Länge von 15 mm. Beim Aufsprengen der Schale dient ihm ein sogenannter Eizahn (vgl. S. 593), ein Fortsatz, der ihm nach abwärts aus dem Maule hervorragt. Im Beutel der Mutter liegt das Tier frei, es kann sich nicht ansaugen, da bei den Monotremen Zitzen fehlen. Die milchähnliche Flüssigkeit, von der das Junge sich ernährt, wird von zwei Drüsenfeldern der Bauchwand des Beutels ausgeschieden und vom Jungen abgeleckt. Semon fand den Darm der Jungen stets mit einer reichlichen Menge einer weißen, milchähnlichen, fettreichen Flüssigkeit prall erfüllt. Nach etwa zehn Wochen, wenn das Junge 80—90 mm lang ist, und wenn die Stacheln gerade hervorzubrechen beginnen, werden die Jungen aus dem Beutel in kleine Erdhöhlen befördert, die die Mutter gegraben hat. Die Alte scheint noch einige Zeit zu dem Jungen zurückzukehren, um es in den Beutel aufzunehmen und da zu säugen. Bei Ornithorhynchus, der offenbar primitiveren Form, ist kein Beutel ausgebildet, der auch bei dem Wasserleben des Tieres zwecklos oder gar für die Nachkommen verderblich wäre.

Eine weitere Stufe in der Brutversorgung stellen die Beuteltiere dar. Zwar findet sich bei ihnen gelegentlich noch eine rudimentäre Eischale (nach Hill bei Dasyurus); aber sie sind alle vivipar. Auch bei ihnen werden die Jungen in einem relativ primitiven Zustand geboren. Die Trächtigkeit dauert nur 8—11 Tage, 8 Tage nach Selenka beim Opossum (Didelphys virginianus), ca. 11 Tage im Maximum bei Dasyurus viverrinus, dem Beutelmarder, nach Hill und O'Donoghue. Die Jungen sind tatsächlich zu der Zeit, in welcher sie in den Beutel gelangen, noch Embryonen. Ihre erste Entwicklung machen sie in der Gebärmutter, dem Uterus der Mutter durch. Ernährung des Embryos durch Produkte der Uterusdrüsen findet bei allen Beuteltieren statt. Die im Uterus befindlichen Stadien schwimmen geradezu in einer nährstoffreichen Flüssigkeit. Ja, wir können an dieser Stelle noch etwas hinzufügen; bei allen Säugetieren werden die aus dem Ovar in den Eileiter aufgenommenen Eier von einer dünnen Eiweißschicht umhüllt, von der vielfach angenommen wird, daß sie der Ernährung der ersten Furchungsstadien dient; vielleicht bildet sie eher einen schützenden Überzug, da sie schon nach den ersten Furchungsschritten verschwunden zu sein pflegt. Sobald das Ei in den eigentlichen Uterus gelangt ist, beginnt dessen Wandgewebe die intensive Tätigkeit, welche zur Ernährung der Embryonen führt. Schon bei den Beuteltieren geht aber in einzelnen Fällen der Anteil der Mutter an der Ernährung des Embryos über die Produktion der von Drüsen erzeugten „Uterusmilch" hinaus. Bei zwei Gattungen von australischen Beuteltieren hat Hill die ersten Ansätze zur Bildung einer Plazenta oder eines Mutterkuchens nachgewiesen. Um deren Bildung auch bei den höheren Säugetieren richtig zu verstehen, müssen wir einige entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen einfügen. Wie bei den Reptilien und Vögeln so sind auch bei den Säugetieren die Embryonen mit Anhangsorganen und Hüllbildungen versehen, welche sie von den Embryonen niederer Wirbeltiere unterscheiden (Abb. 532). Alle diese Bildungen gehen im Verlauf der Entwicklung aus dem Zellmateria

des Embryos selbst hervor. Während bei den dotterreichen Eiern der Reptilien und Vögel stets ein mächtig entwickelter Dottersack vorhanden war, ist ein solcher, je höher wir in der Reihe der Säugetiere aufsteigen, um so geringer ausgebildet. Er kommt allerdings vor und wächst bei manchen Formen im Verlauf der Entwicklung stärker heran, seine Oberfläche kann dann besondere Aufgaben übernehmen. Jeder Embryo eines höheren Wirbeltieres zeigt ferner als beutelförmigen Auswuchs seiner Bauchseite die embryonale Harnblase, die sogenannte Allantois. Der Embryo selbst ist in einen dünnen von eiweißhaltiger Flüssigkeit erfüllten Hautsack eingehüllt, dem Amnion. Dieses ist durch Faltenbildung der die Embryonalanlage umgebenden Keimhaut entstanden und setzt sich in die blasenförmige Hülle fort, welche den Embryo samt seinem Amnion, seiner Allantois und seinem Dottersack umhüllt. Es ist dies die Fruchtblase oder das Chorion, die ebenfalls von Flüssigkeit erfüllt ist. Chorion und Amnion pflegen erst beim Geburtsakt zu platzen und dann das Fruchtwasser zu entleeren.

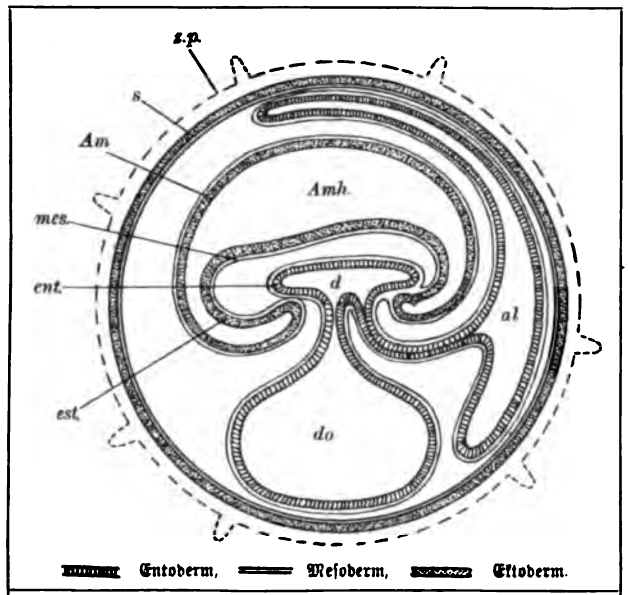


Abb. 532. Schematische Darstellung eines jungen Säugetierembryos in seinen Hüllen. *Al* Allantois, *Am* Amnion, *Amh* Amnionhöhle, *d* Darmhöhle des Embryos, *do* Dottersack, *est* Ektoderm, *ent* Entoderm, *mes* Mesoderm, *s* Serosa-Chorionhülle, *Zp* Zona pellucida (= Prochorion), früh abfallende, vom Chorion ersetzte Eihülle. Nach Schimkewitsch.

Es ist nun die Wand der Fruchtblase, deren Außenseite bei den verschiedenen Säugetieren in einen verschieden innigen Konnex mit der Innenwand der Gebärmutter (des Uterus) tritt und so den Anlaß zu den verschiedenen Formen von Mutterkuchen- oder Plazentabildungen gibt.

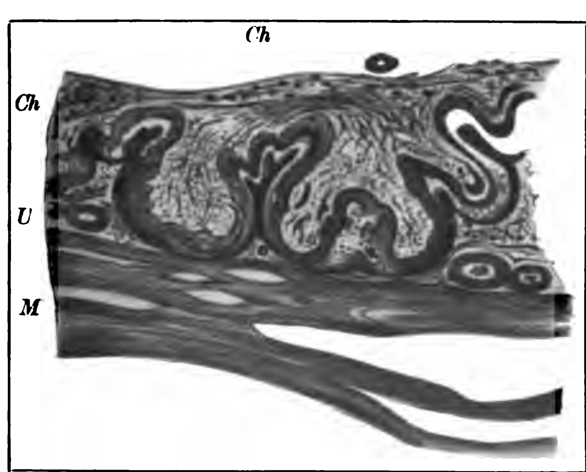


Abb. 533. Verbindung der diffusen Placenta des Halbaffen Galago agisymbanus. *Ch* Chorionzotten, *U* Uterusschleimhaut, *M* Muskulatur der Uteruswand. Stark vergr. Nach Strahl.

Bei dem Beuteltier Dasyurus (dem Beutelmarder) ist es ein Teil der Fruchtblasenwand, unter welchem der Dottersack sich erstreckt, bei Perameles (dem Beuteldachs) ein Teil, unter welchem die Allantois sich ausbreitet, welche die Verbindungen mit dem Uterusepithel herstellt. In der Schleimhaut des Uterus werden die Drüsen vergrößert, sie beginnen lebhaft zu sezernieren; bei Dasyurus wird auch mütterliches Blut aus den Gefäßen herausgepreßt und gelangt durch die Wand der Fruchtblase in den Dottersack, wo es samt dem Sekret der Uterusdrüsen als Nahrung dient. Enge Verbindung findet zwischen den Zellen

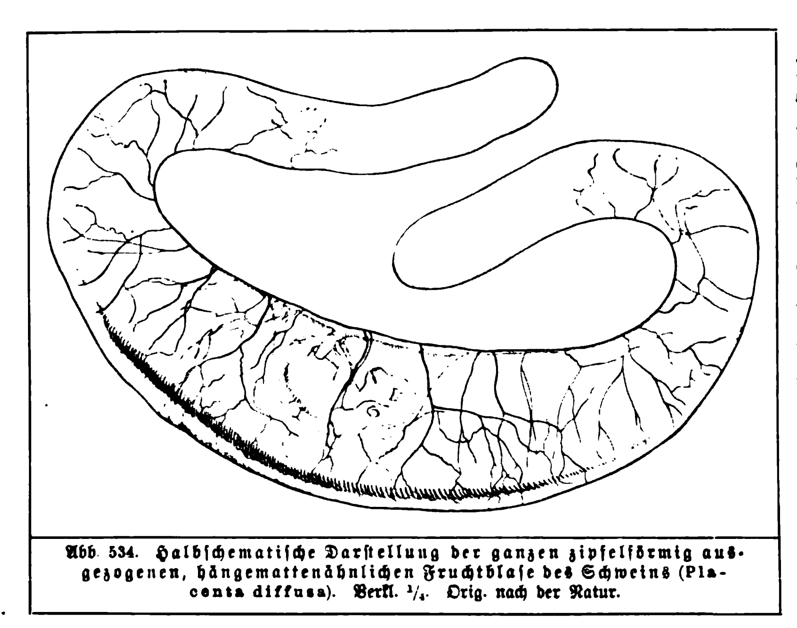


Abb. 534. Halbschematische Darstellung der ganzen zipfelförmig ausgezogenen, hängemattenähnlichen Fruchtblase des Schweins (Placenta diffusa). Verkl. 1/4. Orig. nach der Natur.

von Mutter und Embryo in dem scheibenförmigen Berührungsbezirk statt, und beider Blutgefäßsysteme treten in enge Beziehungen zueinander. Bei Perameles findet sogar bei der Geburt eine Abstoßung von einigem mütterlichen Gewebe statt. Obwohl also bei diesen Beuteltieren die Tragzeit nicht länger als 8 bis 11 Tage dauert, finden wir doch schon Verhältnisse angebahnt, wie sie uns in steigender Komplikation bei den höheren Säugetieren entgegentreten.

Auch bei diesen sehen wir die Beziehungen der Plazenta zur Wand des Uterus bald oberflächlich bleiben, bald tiefer greifen. Bei manchen Formen ist die Vereinigung der Oberfläche der Fruchtblase mit der Innenfläche des Uterus, welche meist durch zottenförmige Fortsätze erfolgt, eine so lockere, daß die Verluste an mütterlichem Gewebe beim Geburtsakt ganz geringe bleiben. Man bezeichnet die Säugetiere mit so wenig fest eingepflanzten Plazenten als Indeciduaten und stellt ihnen die Deciduaten gegenüber. Bei letzteren findet eine viel innigere Verbindung mit dem Uterus, in dessen Schleimhaut sehr intensive Wucherungen die Regel sind, statt. Infolgedessen ist die Loslösung des Mutterkuchens bei dem Geburtsakt ein tiefeingreifender Vorgang, starke Blutungen begleiten bei den Deciduaten den Geburtsvorgang, auf welche Heilungsprozesse folgen müssen.



Abb. 535. Mittlerer Teil der Fruchtblase eines Schweinsembryos; glatte Oberfläche des Chorions (Placenta diffusa). Durchschimmernd der Embryo mit seinem Amnion. Choriongefäße deutlich sichtbar. Nat. Größe. Orig.-Potographie nach der Natur

Indeciduaten sind vor allem Huftiere, also z. B. Schwein, Pferd, Elephant, Kamele, Wiederkäuer, ferner Wale, Sirenen, Edentaten, dazu manche Halbaffen. Bei einem Teil von ihnen ist die Oberfläche der Fruchthülle mehr oder

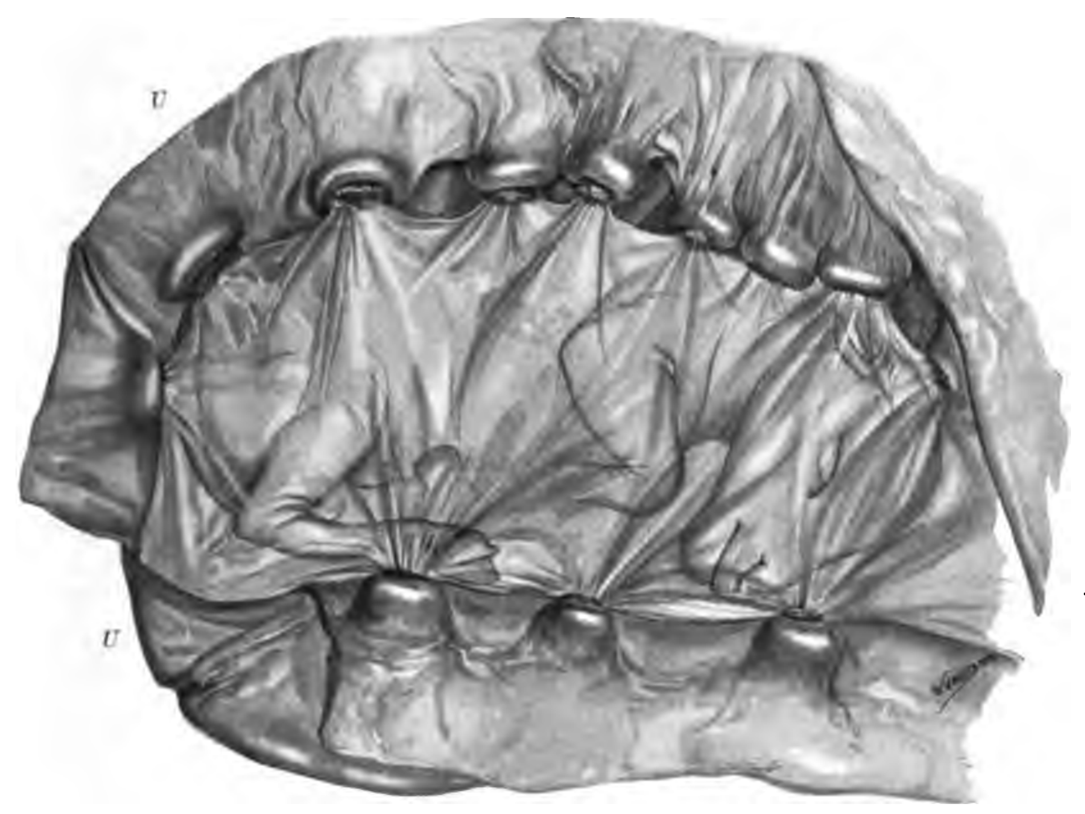


Abb. 536. Teil eines geöffneten Uterus eines Schafs; der Embryo von Fruchtsack (Chorion) und Amnion umhüllt. Die Kotyledonen stecken in den Karunkeln der Uteruswand (*U*). Schwach verkleinert. Orig. nach der Natur.

minder gleichmäßig von zottenförmigen Fortsätzen bedeckt, welche in Vertiefungen der Uterusschleimhaut eingesenkt sind (Abb. 533). Sie haften während der Schwangerschaft hinreichend fest an derselben, lösen sich aber beim Geburtsakt verhältnismäßig leicht aus ihr. Die Zotten sind von Blutgefäßen des Embryos durchsetzt, die Uterusschleimhaut zeigt starke Entwicklung der Drüsen, auch sind die Blutgefäße der mütterlichen Schleimhaut oft sehr erweitert, Blut tritt aus ihnen hervor und wird zur Ernährung des Embryos verwendet. Die Nahrungsaufnahme durch den Embryo erfolgt auf osmotischem und phagocytärem Wege durch die Oberfläche des Chorions und der Zotten; als Nahrung dient Uterussekret lymphoides Transsudat, zerfallendes mütterliches Gewebe und aus den Blutgefäßen in die Uteruswand ausgetretenes Blut. Letzteres wird durch wandernde Leucocyten aufgenommen und der Chorionwand zugetragen (nach Kolster). Die Epithelzellen des Chorion nehmen Blutkörperchen und allerhand Zerfallsprodukte des Epithels und sogar des Bindegewebes der Uteruswand sowie Fett durch Phagocytose auf, und außerdem geht Nähr-

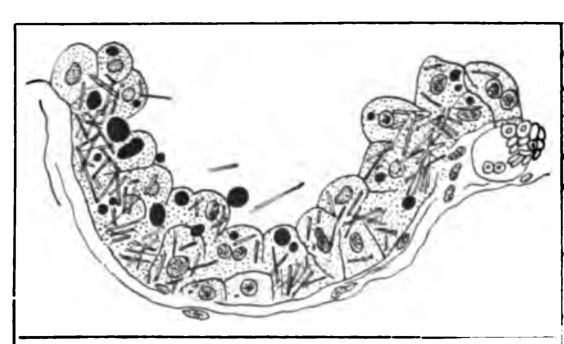


Abb. 537. Chorionepithel vom Schaf mit den geformten Elementen der Uterinmilch in den Zellen, welche sie durch Phagocytose aufgenommen haben. Stark vergrößert. Nach Bonnet.

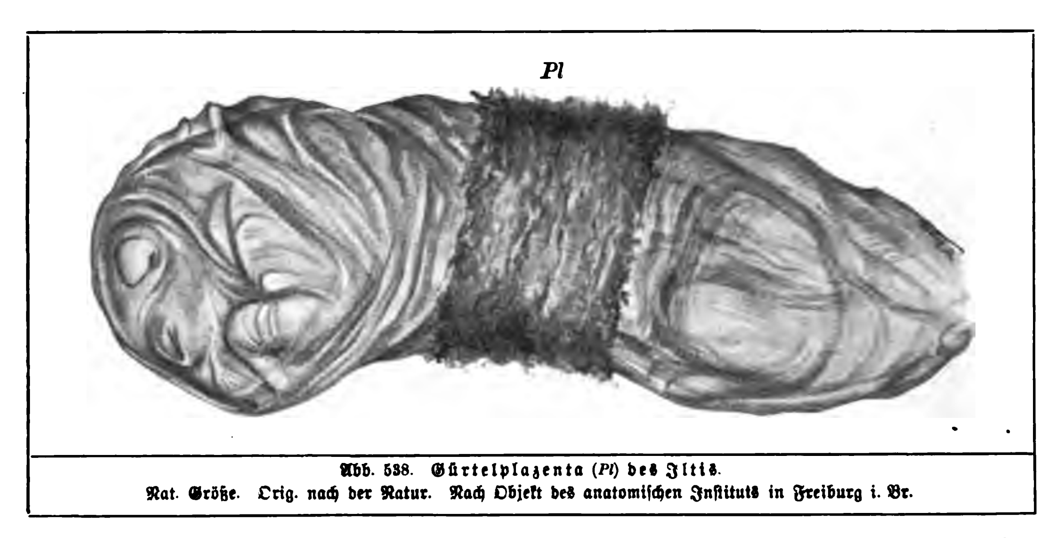


Abb. 538. Gürtelplazenta (*Pl*) des Iltis.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur. Nach Objekt des anatomischen Instituts in Freiburg i. Br.

material durch Osmose aus den Gefäßen der Uteruswand in diejenigen der Plazenta über. Ist der Zottenüberzug des Chorion ein gleichmäßiger, wie bei Schwein, Pferd, Esel, Elephant, Halbaffen, so sprechen wir von einer diffusen Plazenta (Abb. 534 und 535). Eine solche haben auch einige wenige Wiederkäuerformen, während die Mehrzahl derselben durch eine besondere Plazentaform ausgezeichnet ist. Auch bei den Rindern, Schafen, Ziegen usw. haben wir es mit vielen, und zwar verhältnismäßig langen Zotten zu tun, welche aber auf der Oberfläche des Chorions in Felder oder Gruppen angeordnet sind, deren Zahl nach den Arten wechselt. Diese Zottenfelder oder Kotyledonen kommen beim Reh auf einer Fruchtblase in ganz geringer Zahl vor (5—6), beim Schaf sind es ihrer bis zu Hundert. Während der Entwicklung der Fruchtblase bilden sie sich stets gegenüber Stellen der Uteruswand, welche gleichsam Ausgüsse für sie darstellen, und welche sich auch am nichtträchtigen Uterus erkennen lassen, den sogenannten Karunkeln; Kotyledo und Karunkel zusammen bezeichnet man als Plazentom (Abb. 536). In den Karunkeln ist ein feines Netz der Uterusgefäße enthalten, bei der Geburt geht ihr Epithel z. T. verloren. Es finden bei manchen Formen, so bei den Schafen, auch leichte Blutungen bei der Geburt statt. Die Ernährung des Embryos geht nicht nur durch die Plazentome vor sich, sondern auch durch die freie Oberfläche des Chorions, auch wenn, wie bei Giraffen und Cervus mexicanus, keine Zotten auf der Oberfläche zwischen den Kotyledonen stehen. Die Ernährung erfolgt bei diesen Formen ebenfalls nicht nur durch die Beziehungen der Blutgefäße von Mutter und Embryo in den Plazentomen, sondern auch durch Zerfallsprodukte mütterlicher Zellen, ausgeschiedenes Blut und Uterusmilch, die alle durch die Chorionoberfläche aufgenommen werden; denn bei den Wiederkäuern, besonders beim Schaf wie vor allem aus den vorzüglichen Untersuchungen von Bonnet hervorgeht, ist die Uterusmilch sehr reichlich. Sie ist eine wässrige Flüssigkeit, welche Eiweiß, Salze, reichlich Fett, zerfallende Zellen, besonders Leukocyten und dazu Eiweißkristalle enthält (Abb. 537). Bei diesen Formen wird das ausgeschiedene mütterliche Blut auch direkt ohne Vermittlung von Leukozyten durch die Chorionwand verarbeitet.

Bei den Deciduaten spielt die Produktion von Uterusmilch eine immer geringere Rolle, und die Ernährung des Embryos direkt durch das Blut des Muttertieres wird immer wesentlicher. Das tritt uns schon in der Art und Weise entgegen, in welcher die Verbindung zwischen Plazenta und Uteruswand hergestellt wird. Stets handelt es sich bei den Deciduaten um beschränkte Bezirke der Fruchtblasenwand, welche zu den Plazenten werden. Wir

unterscheiden die Gürtelplazenta (Placenta zonaria) (Abb. 538) der Raubtiere und Robben von der Scheibenplazenta (Placenta discoidalis) (Abb. 539) der Insektivoren, Fledermäuse, Nagetiere, der Affen und des Menschen. Die Gürtelplazenta besteht aus einer bandförmigen Zottenzone, welche meist etwa die Mitte der spindelförmigen Fruchtblase umschließt. Scheibenplazenten können in verschiedener Weise ausgebildet sein; sie können manchmal dicht der Wand der Fruchblase aufsitzen, in andern Fällen mit ihr durch eine stielartige Verlängerung verbunden sein. Bei niederen Affen finden sich vielfach zwei

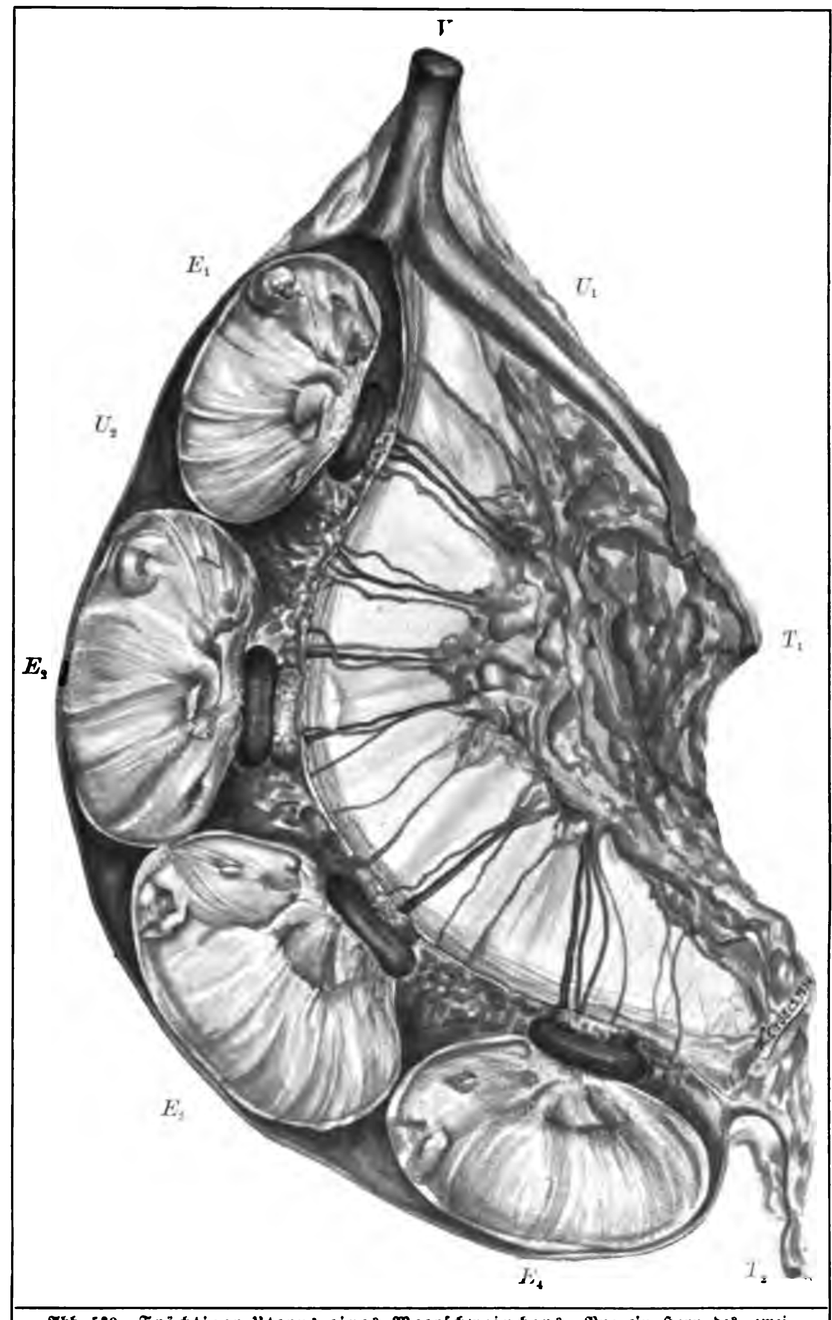


Abb. 539. Trächtiger Uterus eines Meerschweinchens. Nur ein Horn des zweihörnigen Uterus ist mit vier Embryonen trächtig. U_1 rechtes nicht trächtiges, U_2 linkes schwangeres Uterushorn, stark erweitert, blutgefäßreich, V Scheide (Vagina), T_1 T_2 rechter und linker Eileiter, E_1—E_4 vier Embryonen in ihrer Fruchthülle, innerhalb des Amnion sichtbar. Die vier Scheibenplazenten, mit je dunklem embryonalem und hellem mütterlichem Anteil, werden durch starke Blutgefäße im Uterusnetz versorgt. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Plazenten (Abb. 540), bei den höheren Affen und dem Menschen ist nur ein scheibenförmiger Mutterkuchen vorhanden.

Was nun vor allem die Plazentabildung der Deciduaten auszeichnet, ist die Heftig=

keit, mit welcher das Gewebe des Embryos auf dasjenige der Mutter einwirkt. An der Stelle, an welcher der Keim sich an die Uteruswand heftet, gehen die Zellen in deren Schleimhaut massenhaft zugrunde. Gleichzeitig beginnt das Bindegewebe zu wuchern, und es bilden sich jene ausgedehnten Neubildungen im mütterlichen Gewebe, welche den Anteil der Mutter am Aufbau des Mutterkuchens darstellen. Sie werden beim Geburtsakt mitabgestoßen, ihr Ausfallen bedingt die großen Wunden und Blutungen. Die Wucherungen sind bei der Bildung von Gürtelplazenten geringer als bei der Bildung der Scheibenplazenten. Bei letzteren können sie im Anfang der Schwangerschaft so mächtig sein, daß sie den Keim vollständig umhüllen (Decidua capsularis).

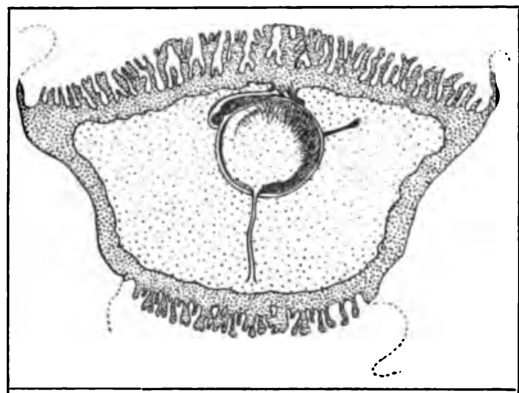


Abb. 540. Fruchtblase des Affen Cercocebus cynomolgus mit der Anlage einer ventralen sowie einer dorsalen Placenta discoidalis. Stark vergr. Nach Selenka. Schematischer Durchschnitt.

Stets nimmt hier der Uterus durch seine Wucherungen so lebhaften Anteil am Aufbau des Mutterkuchens, daß man am letzteren einen von der Mutter und einen vom Embryo stammenden Abschnitt unterscheiden kann (Abb. 539).

Die Zottenbildung bei den Plazenten der Deciduaten ist eine sehr reichliche; die Zotten sind verzweigt und dringen nach allen Seiten wie ein Wurzelwerk in das Gewebe der Uteruswand ein, mit dem sie auf Schnitten in eigenartiger Weise durchflochten erscheinen (Abb. 541). Da bei den Scheibenplazenten der Teil der Fruchtblasenoberfläche, welcher die Verbindung mit der Gebärmutter herstellt, verhältnismäßig klein ist, so sind bei ihnen die Zotten am stärksten entwickelt, wahre Zottenbäume. Auch die Erweiterung der Blutgefäße im Uterus ist bei der Ausbildung der Gürtel- und Scheibenplazenten sehr viel bedeutender als bei den primitiveren Plazentatypen.

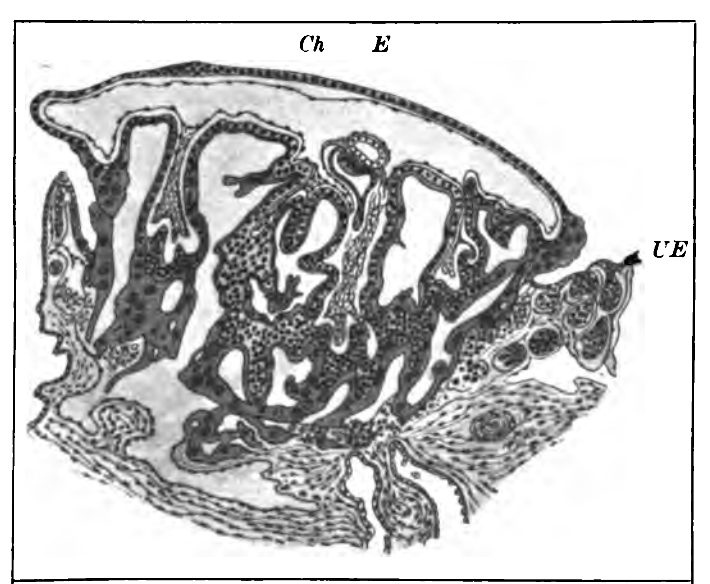


Abb. 541. Durchschnitt durch eine Fruchtblase des Affen Semnopithecus nasicus, welche an die Uteruswand angelagert ist. *Ch* Chorion; unterhalb von *E* der kleine Querschnitt durch den Embryo. Zotten sich in das Uterusepithel (*UE*) einsenkend; dies mit einem dunkeln Gewebe überzogen, das Blutlakunen umschließt. Stark vergr. Nach Selenka.

Bei den Plazenten der Deciduaten wird die Ernährung der Embryonen hauptsächlich durch das Blut der Mutter vermittelt. Zu diesem Zwecke bilden sich im Bereich der Plazenten größere und kleinere, oft sogar sehr mächtige Bluträume, in denen das Blut der Mutter zirkuliert, von Arterien zugeführt, von Venen abgeleitet. In diese Bluträume tauchen die Zot-

ten der Plazenten vielfach ein, vermitteln auf diese Weise den Gaswechsel des Embryos, geben die Stoffwechselprodukte an das mütterliche Blut ab und entnehmen diesem die nötigen Nährstoffe, teils in flüssiger Form, teils aber auch hier auf dem Wege der Phagocytose. Die Versorgung der einzelnen Teile des Embryos geschieht durch dessen eigene Blutgefäße, welche sich zu den Nabelgefäßen vereinigen. In einem mächtigen Strang den Körper des Embryos verlassend, verzweigen sie sich in der Plazenta zu einem feinen Netz, vom dem aus ein starkes Sammelgefäß wiederum durch den Nabelstrang zum Körper zurückkehrt. Doch auch bei den Deciduaten, und zwar noch in höherem Maße bei der Placenta zonaria als bei der Placenta discoidalis, spielt noch Zerfall von mütterlichem Gewebe eine große Rolle, wobei die Aufnahme durch das Chorionepithel erfolgt, dessen Zellen eine gewebelösende Wirkung ausüben (nach Bonnet, Kolster u. a.).

Es ist verständlich, daß bei den Indeciduaten der Geburtsakt ein viel einfacherer und leichterer ist als bei den Deciduaten. Aber auch bei den letzteren, soweit sie im wilden Zustand unter normalen Verhältnissen gebären, pflegt die Schwächung der Mutter durch den Geburtsvorgang nicht erheblich zu sein. Jedenfalls ist sie sehr bald danach ganz munter. Immerhin ziehen sich die Säugetierweibchen ein paar Tage vor der Geburt an einsame, verborgene Orte zurück, sind still und benehmen sich wie kranke Tiere. Bei der Geburt platzen die Fruchthüllen, das Fruchtwasser aus Chorion und Amnion entleert sich; die Plazenta, die meist dem Neugeborenen sofort nachfolgt, bleibt aber durch den Nabelstrang noch mit den Körper des jungen Tieres verbunden. Bei manchen Formen kann die sogenannte Nachgeburt, also Plazenta mit Nabelstrang, noch tagelang von dem jungen Tier mit herumgeschleppt werden, um dann abzufallen, wie wir das z. B. oben schon (S. 477) für die Robben erwähnt haben. Bei anderen Formen, so bei Huftieren, ist die Loslösung beim Geburtsakt schon vollzogen; wieder bei andern, so bei Raubtieren und Nagetieren, beißt die Mutter nach der Geburt den Nabelstrang durch. Bei einigen wenigen Formen bleibt ein mehr oder minder großer Teil der Nachgeburt im mütterlichen Körper zurück und wird von diesem resorbiert, so bei gewissen Insektenfressern. Manche Tiere fressen auch die Nachgeburt selber auf, wie z. B. Raubtiere.

10. Bewachung, Ernährung und Erziehung der heranwachsenden Brut.

Schon in den früheren Abschnitten hatten wir hie und da zu erwähnen, daß die neugeborenen oder aus den Eiern ausgeschlüpften jungen Tiere noch der Obhut durch die Eltern bedurften, um regelrecht und ohne übermäßige Gefährdung heranzuwachsen. Sehr selten waren solche Fälle bei den Wirbellosen zu erwähnen; bei ihnen sahen wir meist mit dem Ausschlüpfen aus den Eiern selbst die am weitesten gehende Fürsorge der Eltern ein Ende erreichen. Doch nicht bei allen Gruppen: so sahen wir bei Wolfsspinnen und Skorpionen die jungen Tiere auf dem Rücken des Muttertiers eine Zuflucht finden, zu der sie auch nach erlangter freier Beweglichkeit sich immer wieder zurückziehen. Die Skorpionsmütter sollen sogar Spinnen, Blatta-Arten und andere Insekten fangen, zerreißen und den Jungen als Futter vorwerfen. Im übernächsten Kapitel werden wir bei den sozialen Insekten viele Fälle von sehr weitgehender und lange fortgesetzter Pflege der Brut kennen lernen. Vorstufen dazu finden sich schon bei den solitären Insekten, und zwar besonders bei den Verwandten der sozialen Gruppen, aber auch bei anderen Formen.

So finden wir merkwürdigerweise bei einigen ziemlich niedrigstehenden Raubwespenarten die Gewohnheit, ihr Ei zuerst in eine Zelle zu legen, dann erst Nahrung in dieselbe

einzutragen und in der Folge die ausgeschlüpfte und heranwachsende Larve längere Zeit hindurch mit frischer Nahrung zu versehen. Es sind dies Arten aus verschiedenen Gattungen: Monedula punctata, deren Brutpflege und merkwürdige Individuenzunahme im Gefolge der sich ausbreitenden Kultur in Argentinien Hudson in reizvoller Weise schildert, Stizus tridens, St. errans und Bembex mediterraneus. Sie unterscheiden sich also sehr wesentlich von den übrigen Raubwespen, welche ihre Eier stets nachträglich auf der eingetragenen Beute ablegen, und ähneln darin den Faltenwespen. Die genannten Arten öffnen nachträglich die schon geschlossenen Zellen wieder und bringen neues Futter. Jedesmal wenn Monedula punctata neue Fliegen gebracht hat, verschließt sie ihr Nest aufs sorgfältigste. Ähnlich verfahren auch einige Formen, welche ihre Eier nachträglich an eingetragene Beute ablegen, so z. B. alle genauer untersuchten Bembexarten, die ihre Larven mit gelähmten Fliegen füttern. Es wird dabei von dem alten Tier oft eine ordentliche Arbeit geleistet, da die Larve bei manchen Arten bis zu 80 Fliegen verzehrt. Die junge Larve erhält kleine Fliegen, die ältere auch größere, z. B. Tabanusarten. Ähnliche Gewohnheiten sind bei Monedula surinamensis, Lyroda subita, Ammophila heydeni und Ammophila campestris beobachtet worden. Ja bei der letztgenannten Art geht die Fürsorge nach den Beobachtungen von Adlerz so weit, daß sie von Zeit zu Zeit die Zelle öffnet, dabei nur, wenn es nötig ist, neues Futter herbei- oder vertrocknete Futterraupen herausschafft. Diese Sorge um ihre Brut wird auch dann nicht abgebrochen, wenn die Mutter durch länger anhaltendes schlechtes Wetter gezwungen war, sich in ein Versteck zurückzuziehen. Sobald die Sonne wieder scheint, beginnt sie auch nach Tagen wieder nachzusehen, zu pflegen und zu sorgen.

Das erinnert also schon sehr an die Pflege, wie sie den Larven der sozialen Wespen zuteil wird. Auch bei den ihre Larven mit Honig fütternden Faltenwespen aus der Familie der Masaridae kommt nachträgliche Fütterung der Larven bei der Gattung Ceramius vor.

Wir haben oben schon (S. 576) einige Fälle kennen gelernt, aus denen hervorgeht, daß auch gewisse Mistkäfer sich noch um ihre aus den Eiern kriechenden Larven kümmern und ihnen, ja selbst den jungen Käfern beim Verlassen der Puppenhülle gewisse Hilfeleistungen zuteil werden lassen. Ohaus hat bei einigen südamerikanischen Käfern Gewohnheiten beschrieben, bei denen die elterliche Fürsorge noch weit über das dort Geschilderte hinausgeht. Die Passalidae sind in morschem Holz bohrende Käfer, bei denen Männchen und Weibchen in den Gängen dauernd mit den Larven zusammenleben, die sie mit feingekauter und teilweise schon verdauter Holzmasse füttern. Die Larven sind ganz auf die Eltern angewiesen, da ihre Mundgliedmaßen ihnen das Kauen von Holz nicht erlauben. Die Larven kriechen in den Gängen hinter den Alten her, und die Tiere sollen sich durch Töne zusammenfinden, welche durch Zirporgane erzeugt werden, die sowohl den Erwachsenen als den Larven eigentümlich sind. Es sollen die Alten ihre Nachkommenschaft über die Verpuppungszeit hinaus behüten, ja bis diese nach der Erhärtung des Chitins imstande ist, sich selbständig zu ernähren. Ähnliche Brutpflege kommt nach dem gleichen Autor bei der ebenfalls südamerikanischen Tenebrionide Phrenapates benetti vor, bei der je ein Pärchen in ganz analoger Weise in Gängen der Bombaxbäume seine Larven mit Holzspänen füttert.

Fälle von länger dauernder Sorge um die Nachkommen haben wir vor allem bei den Wirbeltieren zu erwähnen gehabt. Wir sahen, daß bei vielen Fischen die Männchen die ganze behende Schar der Jungfische beieinander halten, oft wie bei Amia calva sie noch nach dem Ausschlüpfen 4 Monate unter ihrer Obhut haben. (Vgl. S. 586.) Ja wir sahen, daß bei den Maulbrütern und ähnlichen Formen die Jungen sogar als ziemlich große Larven von den Alten in Maul und Kiemenhöhle aufgenommen werden, wenn Gefahr droht. Es erscheint

mir nicht ausgeschlossen, daß bei solchen Formen in ähnlicher Weise, wie wir es später bei den höheren Wirbeltieren zu besprechen haben werden, eine Art von Erziehung der Jungen stattfindet, indem sie gewöhnt werden, auf gewisse Änderungen im Zustand ihrer Umwelt wie auf Warnungssignale zu reagieren.

Bei Amphibien und Reptilien sind keine Beispiele einer solchen weitergehenden Fürsorge für die Nachkommenschaft bekannt; nur von Krokodilen und Alligatoren wird angegeben, daß die Weibchen, welche ja zu den Nestern vor dem Ausschlüpfen der Jungen zurückkehren (vgl. S. 593), letztere, die beisammen bleiben, noch eine Zeitlang zusammenhalten und bewachen. Um so mehr Fälle kennen wir bei den Vögeln und Säugetieren. Wir wollen bei diesen beiden Gruppen zunächst die Einrichtungen und Methoden für die Ernährung der ausgeschlüpften bzw. geborenen Jungen besprechen.

Bei den Vögeln haben nur wenige Formen besondere organische Anpassungen zum Zweck der Bruternährung. Immerhin kommen solche vor. So füttern die Tauben ihre Jungen mit einem eigenartigen Produkt ihres Kropfes, der sogenannten Kropfmilch. Dieselbe besteht aus den zur Zeit, wenn die Inngen gerade aus den Eiern geschlüpft sind, stark proliferierenden und zerfallenden Epithelzellen der Kropfwand. Sie bilden einen rahmartig aussehenden Brei, mit dem die alten Tauben ihre Jungen atzen.

Bei den übrigen Vögeln hängt die Art der Ernährung der Jungen durchaus von dem Zustand ab, in dem diese ihre Eier verlassen. Wir müssen nämlich unter den Vögeln zwei Gruppen unterscheiden, die sich in dieser Hinsicht vollkommen verschieden verhalten. Wir bezeichnen die Jungen dieser beiden Gruppen als Nestflüchter und Nesthocker.

Nestflüchter sind die Jungen vor allem der niedrigerstehenden Gruppen unter den Vögeln. Nestflüchter sind junge Vögel, welche beim Ausschlüpfen aus dem Ei sich schon selbständig bewegen können, sehen, sehr bald lernen Nahrung aufzupicken, aber noch nicht fliegen können. Sie sind beim Verlassen der Eischale mit Daunenfedern bedeckt. Die einzigen Vögel, welche beim Ausschlüpfen aus den Eiern schon fliegen können, sind die Großfußhühner, von denen wir dies oben S. 609 erfahren haben. Sie haben im Ei schon eine Mauserung durchgemacht und schon Konturfedern, wenn sie auch noch nicht gewandte Flieger sind. Wir dürfen wohl annehmen, daß die Vorfahren der Vögel ähnlich den Reptilien solche frühreife, flügge Junge besessen haben; trotzdem erlaubt uns die gesamte Naturgeschichte der Großfußhühner kaum, dieselben als ganz primitive Formen anzusehen.

Nestflüchter im üblichen Sinn des Wortes sind die Jungen von Straußen (Abb. 542), Emus, Kiwis, Hühnervögeln, Regenpfeifern, Rallen, Kiebitzen, Schnepfen, Möwen, Tauchern, Steißfüßen, Enten (Abb. 543), Schwänen, Gänsen, Pinguinen, Austernfischern, Alken, Fregattvögeln, Flamingos, Turakos, Ziegenmelkern usw. Diese lange, noch unvollständige Liste zeigt uns, wie groß die Zahl von Vogelarten mit nestflüchtenden Jungen sein muß; sie umfaßt tatsächlich die Mehrzahl größerer Gruppen von Vögeln. Nestflüchter verlassen sofort nach dem Ausschlüpfen das Nest, bleiben aber noch längere Zeit unter der Obhut und Pflege der Mutter oder der Eltern. Nestflüchter kommen naturgemäß fast niemals in Baumnestern zur Welt; meist sind es Bodennester, fast immer die kunstlosesten Typen von Nestern, in denen sie ausgebrütet werden.

Die **Nesthocker** sind hilflos, können sich noch nicht oder sehr unvollkommen bewegen, wenn sie aus dem Ei kriechen, haben oft noch geschlossene Augen und sind ganz auf die Fütterung und Pflege durch die Alten angewiesen. Sie brauchen das Nest schon um der Wärme willen (vgl. Kap. 15), aber auch als Schutz in ihrer Hilflosigkeit, da sie sonst bei Bewegungen fallen und sich verletzen würden. Nie haben sie schon Konturfedern; ja wir müssen



Abb. 542. Junge Strauße, Nestflüchter, soeben der Eischale entschlüpft. Zwischen ihnen Straußenei und Hühnerei zum Vergleich der relativen Größenverhältnisse. Erzeugnis einer kalifornischen Straußenfarm.

unter ihnen wieder zwei Gruppen unterscheiden, von denen die eine durch mit Dunenfedern bekleidete, die andere durch nackte Junge ausgezeichnet ist.

Dunennesthocker sind die Jungen der meisten Raubvögel, Adler, Falken, Weihen, Geier ebenso wie Eulen; die sehr hilflosen Jungen der vorhin bei den Nestflüchtern aufgeführten Pinguine bilden schon einen Übergang zu dieser Gruppe. Ferner sind hierher viele Stelzvögel zu rechnen, so Reiher und Rohrdommeln, Ibisse, Löffler und Störche, dazu Sturmvögel, Tropikvögel und schließlich die Tauben. Die Tauben und Reiher, deren Junge anfangs mit einem ganz zarten, haarähnlichen Dunenkleid versehen sind, leiten zur nächsten Gruppe über.

Nackte Nesthocker, ganz hilflose, vollkommen federlose, oft blinde Junge kommen bei Kormoranen, Pelikanen, Spechten, Kuckucken, Nashornvögeln, Papageien, Eisvögeln, Bienenfressern, Blauraken, Bartvögeln, Kolibris, Seglern, Schwalben und vor allem den Sperlingsvögeln vor. Diese primitivste Ausbildung der Nestlinge ist also den höchststehenden Vögeln eigentümlich. Ihre Jungen erfordern nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei noch die weitestgehende Pflege von seiten der Eltern.

Nestflüchter bewegen sich meist bald ziemlich lebhaft um die Mutter herum und werden von derselben durch Lockrufe beisammengehalten. Die Nestflüchter kommen mit einer Anzahl von fertigen Reflexen und Instinkten aus dem Ei, welche es ihnen ermöglichen, in ähnlicher Weise wie die gleich beim Verlassen der Puppe fertig entwickelten Insekten sich in ihrem Lebensraum zurecht zu finden und richtig zu benehmen. Noch im Ei hat die embryonale Atmung aufgehört, und die jungen Vögel atmen die Luft der Luftkammer. Das ermöglicht ihnen, noch innerhalb des Eies ihre Stimme zu entfalten, zu piepen. Um die gleiche Zeit beginnen sie die Schale zu öffnen, was zum Teil durch Bewegungen des Körpers, vor allem unter Verwendung des auf der Schnabelkuppe gelegenen Eizahnes geschieht. So öffnen junge Entchen ihr Gefängnis durch einen kreisförmigen Schnitt, den sie in das breitere Ende des Eies ritzen. Meist zerbricht aber das



Abb. 543. Junge der Ente Dendrocygna viduata zwei Tage alt. Nestflüchter. Nach Heinroth.



Abb. 544. Junge Nesthocker (Mönchsgrasmücke).
Orig.-Photographie nach der Natur.

Ei beim Ausschlüpfen in unregelmäßiger Form, wie auf der Photographie Abb. 545 an dem am weitesten rechts liegenden Ei des Kiebitzgeleges zu sehen ist.

Schon in dieser frühen Zeit ist bei den jungen Vögeln, insbesondere den Nestflüchtern, das Gehör ausgebildet. Es vermittelt auch schon instinktive Reaktionen. Lloyd Morgan hat beobachtet, daß junge Teichhühner in der gesprungenen Eischale auf sein leises Pfeifen durch Piepen antworten. Ja Hudson hat sogar festgestellt, daß junge Vögel verschiedener Gruppen im noch geschlossenen Ei, während sie piepend an der Schale hämmerten, durch den Warnungsruf der Mutter veranlaßt wurden, sich still und schweigend zu verhalten, bis ein neuer veränderter Ruf der Mutter andeutete, daß die Gefahr vorüber sei. Es soll aber das Junge des Kuhvogels (Molothrus), das wie das Kuckucksjunge bei fremden Eltern ausgebrütet wird (vgl. S. 678), gegen deren Warnungsruf ganz gleichgültig sein. In diesem frühen Stadium tritt uns also bei den Vögeln schon die Reaktionsfähigkeit auf Laute entgegen, welche — wie wir früher S. 439 ff. schon sahen — eine so große Rolle in ihrem Leben spielt. Wenn die jungen Nestflüchter aus der Eischale hervorkommen, so sind sie zwar schon mit einem vollkommenen Dunengefieder bedeckt; dieses ist aber noch naß und sieht recht zerzaust aus. Bei vielen Arten sind die Tierchen noch sehr hinfällig und in den Bewegungen unbehilflich, das dauert aber nur wenige Stunden, dann werden sie schon lebhaft; deutlich sind bei ihnen von vornherein Schreckreaktionen ausgebildet. Greift man nach ihnen, so ducken sie sich zusammen und nehmen die typischen Bereitschafts- und Schutzstellungen ein. Die jungen Kiebitze, Regenpfeifer und Brachvögel sehen, wie wir früher (S. 384) erwähnten, dem Untergrund, auf dem sie geboren werden, außerordentlich ähnlich. Bei Gefahr ducken sie sich nieder, und zwar tun sie das sofort nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Wie oft habe ich diese zierlichen Tierchen im Dachauer Moos beobachtet, wenn sie wie ein kleiner Moosballen, aber zart wie ein Puderquästchen, sich mit vorgestrecktem Hals, den Schnabel auf den Boden gepreßt, niederduckten. Es ist ein für sie äußerst wichtiger Instinkt, daß sie auf jeden Schatten, der sie trifft, auf jedes verdächtige Geräusch hin, besonders aber auf den Warnungsruf der Mutter diese Schutzstellung annehmen. Nach Heinroth tauchen junge Wildgänse auf den Warnungsruf der Eltern instinktiv unter Wasser, steigen in geduckter Haltung am Rand des Gewässers aus und drücken sich in irgendeinem verborgenen Winkel dicht auf den Boden.

Junge Vögel haben den instinktiven Trieb, sich an warme, weiche Gegenstände anzuschmiegen. Natürlicherweise ist dies zunächst die Mutter, aber ebenso schmiegen sich die Tierchen gegenseitig aneinander an. Sind sie experimentell dazu gebracht worden, sich an etwas



Abb. 545. Kiebitznest, ein kleiner Nestflüchter gerade ausgeschlüpft, ein Ei von innen angepickt, eines noch intakt. Zu beachten auch die Schutzfärbung von Eltern und Jungen. Orig. Photographie nach der Natur von Lutz Heck.

anderes anzuschmiegen und einem andern Geschöpf Vertrauen zu schenken, so erkennen sie schon ein paar Tage nach dem Ausschlüpfen die Mutter nicht mehr. Sie ziehen dann eventuell die Hand ihres Pflegers der Nähe ihrer Mutter vor. Junge Nestflüchter schließen sich nach Heinroth sehr leicht an den Menschen an, wenn sie aus dem Brutapparat genommen werden, z. B. junge Enten, Gänse usw. Sie folgen dann ihrem Pfleger mit größter Anhänglichkeit und lassen sich schwer dazu bringen, von ihm abzulassen und sich in die Pflege artzugehöriger Eltern zu begeben.

Normalerweise werden aber die jungen Nestflüchter von ihrer Mutter beisammengehalten und zu den verschiedenen Verrichtungen des Lebens angeleitet. Für viele derselben bringen sie schon fertige Instinkte mit. So für das Fressen. Bei den Nestflüchtern bringt die Mutter nicht das Futter zu den Jungen, sondern sie bringt die Jungen zum Futter. Ein Huhn führt z. B. seine Küken zu einer Stelle, wo es Körner aufzupicken gibt. Das Picken ist ein angeborener Instinkt, der mit großer Treffsicherheit, einer gewissen Abschätzung der Entfernung, vorzüglicher Koordination der Bewegungen ausgeführt wird. Frühzeitig erfolgen schon Probierbewegungen, oft angeregt durch die Pickbewegungen des alten Tiers, die auch künstlich vom Experimentator durch Bewegungen mit dem Finger ersetzt werden können. Die jungen Vögel picken nach allen möglichen Gegenständen, vor allem wenn diese sich bewegen. Sie picken nach Körnern, Steinchen, Brotkrumen, Papierschnitzeln, Knöpfen, Asche, Flecken auf Holzboden, den Augen ihrer Geschwister, ihren eigenen Zehen und lernen so ganz allmählich das Brauchbare und Unbrauchbare unterscheiden.

Auch die Ortsbewegung erfolgt mittels angeborener Fähigkeiten. Manche Nestflüchter (Regenpfeifer, Strandläufer) laufen sogleich davon, wenn sie aus der zerbrechenden Eischale von einem Beobachter herausgelassen werden. Auch die Schwimmvögel können gleich schwimmen, ohne es erst lernen zu müssen. Sie bewegen sich sogleich geschickt im Wasser, nur mit etwas weniger geregelten und abgemessenen Bewegungen als die alten und sinken verhältnismäßig tief ins Wasser ein, da ihr Dunengefieder sich rasch voll Wasser saugt, obwohl es bei Enten z. B. noch im Nest ziemlich viel Fett vom Gefieder der Mutter angenommen hat. Auch können sie von vornherein die geeigneten Fluchtbewegungen, ja sogar das Tauchen ausführen. Ob die jungen nestflüchtenden Wasservögel auch das Wasser instinktiv zu finden wissen, ist nicht sicher. Mir scheint es wahrscheinlicher, daß sie bei ihren Such-

bewegungen dasselbe gelegentlich finden. Auch ist bekannt, daß Enten und Säger ihre Jungen im Schnabel ins Wasser tragen. Heinroth hat beobachtet, daß junge Brautenten (**Lampronessa sponsa** (L)) aus ihrem Baumhöhlennest vor dem ersten Besuch des Wassers, nachdem die Mutter vorangeflogen ist, oft viele Meter tief hinabspringen.

So sehen wir denn die jungen Nestflüchter mit einer großen Anzahl von fertigen Instinkten zur Welt kommen, die es ihnen ermöglichen, den Fährnissen der ersten Tage zu begegnen. Nur wenige von ihnen sind aber in der Lage, die Mithilfe der Mutter oder des Vaters zu entbehren. Während bei den meisten Nestflüchtern nur die Mutter die weitere Pflege der Jungen übernimmt, gibt es doch auch unter ihnen zahlreiche Formen, bei denen der Vater entweder mitbeteiligt ist oder sogar die Hauptsorge und Führung der ganzen Familie übernimmt. Wir finden dies bei Schwänen, Enten, Wildgänsen. Bei Wildgänsen kümmert sich der Gänserich vielfach kaum um die brütende Mutter, gesellt sich nur zu ihr, wenn sie vom Nest abfliegt, um erst beim Ausschlüpfen der Jungen das Nest aufzusuchen und die Leitung der Familie zu übernehmen. Bei Schwänen verteidigt das Männchen sehr heftig das Nest, in dessen Nähe es sich aufhält (Abb. 546). Das Wildgänsepaar teilt sich in die Pflege der Jungen, indem die Mutter die Fütterung und Reinigung, der Vater die Verteidigung übernimmt. Letztere ist sehr notwendig, denn eine weibliche Wildgans kann, wie die Erfahrung lehrt, ihre Jungen unter den Anfeindungen nicht nur von anderen Arten, sondern auch von anderen Gänsepaaren allein nicht aufziehen. Der Verteidigungstrieb ist besonders rege, solange die Gänslein noch sehr klein sind, ist aber noch nicht erloschen, wenn sie über $^3/_4$ Jahre alt und flügge sind. So sehen wir also bei den Nestflüchtern oft beide Alte bei den Jungen. Diese leiten sie, lehren sie durch ihren Warnungsruf Gefährliches und Harmloses, Gutes und Schlechtes unterscheiden, so daß die jungen Tiere sofort beginnen, Erfahrungen zu sammeln. Allmählich spielen die eigenen Erfahrungen eine immer größere Rolle, die Instinkte der ersten Tage treten zurück, die Warnungsrufe der Eltern werden weniger beachtet. Doch das geschieht erst in einem Stadium, welches wir gemeinsam mit dem entsprechenden der Nesthocker betrachten können.

Es sei noch darauf hingewiesen, daß nicht alle jungen Nestflüchter sich schnell vollkommen vom Körper der Mutter emanzipieren. Selbst wenn sie ganz frei sich bewegen und ihre Nahrung selbständig erwerben können, flüchten sich die Jungen auf den Warnungsruf der Mutter z. B. bei Hühnervögeln unter deren Flügel. Die Schnepfen tragen ihre Jungen im Flug zwischen ihren Füßen und stützen sie mit dem langen Schnabel, wenn sie ein neues Gebiet aufsuchen. Haubentaucher und Schwäne (nach Heinroth **Cygnus olor, atratus**



Abb 546 Schwarzhalsschwäne (**Cygnus melanocoryphus**). Weibchen auf dem Nest in Verteidigungsstellung, das Männchen erregt schreiend. Nach Heinroth.

und melanocoryphus) tragen ihre Jungen, wenn diese ermüdet sind oder frieren, beim Schwimmen oft auf dem Rücken, und von den ersteren ist es sogar bekannt, daß sie beim Tauchen ihre Jungen unter ihre Flügel nehmen.

Die Nesthocker bedürfen viel eingehenderer, sorgfältigerer Pflege als die Nestflüchter. Sie sind bei der Geburt viel unfähiger zur Bewegung und mit viel weniger komplizierten Instinkten ausgerüstet. Auch sind besonders die nackten Formen sehr viel mehr wärmebedürftig (vgl. Kap. 15). So kann es uns nicht verwundern, daß sie vielfach in besonders kunstvollen Nestern zur Welt kommen. Das Nest spielt in ihrem Jugendleben eine ganz andere Rolle als bei Nestflüchtern, die es sofort verlassen.

Sie sind so hilflos und bewegungsunfähig — man denke immer daran, daß so viele von ihnen in Baumnestern zur Welt kommen —, daß es unmöglich ist, sie zum Futter hinzuführen. Die Eltern bringen ihnen also das Futter, und zwar teilt bei der Mehrzahl der Nesthocker das Männchen sich mit dem Weibchen in diese Pflichten. In den ersten Tagen sind die jungen Tiere noch so wärmebedürftig, daß das Weibchen sie nicht verlassen kann. Das Männchen muß also zunächst, so z. B. bei unseren Singvögeln, das Futtersuchen für die Jungen und das Weibchen dazu übernehmen. Erst, wenn nach 4—5 Tagen die nackten Jungen mit Dunen bedeckt sind, wenn sie ihre Füße gebrauchen lernen und im Nest sich bewegen, verläßt sie die Mutter zunächst für kürzere, dann für längere Zeit, um sich am Futterholen zu beteiligen.

Die jungen Nesthocker haben oft in den ersten Tagen noch geschlossene Augen. Aber ihr Gehör ist wohlentwickelt, und sie reagieren in sehr charakteristischer Weise auf Signale. So sperren sie auf das Piepen der alten Vögel den Mund auf, um sich das Futter in den Schnabel stecken zu lassen. Dabei aber erkennen sie nicht die Eltern als solche, sondern es handelt sich um eine rein reflektorische Signalreaktion. Denn auf den leisen Pfiff eines menschlichen Beobachters wird der Schnabel in derselben Weise aufgesperrt.

Die jungen Nesthocker sind oft sehr gefräßig, und Vater und Mutter müssen unermüdlich sammeln, um sie zu sättigen. Kaum einen Moment können sie sich am Nest aufhalten, um rasch die Nahrung in einen der aufgesperrten Schnäbel zu stecken, so müssen sie sich schon wieder davon machen, um neue zu suchen. Da ist es denn von Bedeutung, daß besondere Anpassungen der Jungen ihnen helfen, bei dieser Gelegenheit Zeit zu ersparen. Viele junge Vögel zeigen eine sehr auffallende Färbung der Innenwand der Mundhöhle, bei anderen ist die Umgebung des Schnabels mit grell weiß oder gelb sich abhebenden Schwielen versehen, welche wie die Saftmale der Blumen zu dem immer hungrigeu Schlund hinleiten. Solche Schnabelmale sind besonders bei Formen ausgebildet, die im Halbdunkel von Höhlennestern, kuppelförmigen Bauten usw. leben. Ja bei den Amandinen, australischen Finken, ist sogar das Schnabelmal zu einem Leuchtfleck geworden. Wie Chun nachgewiesen hat, haben die Jungen dieser Vögel im Schnabelmal eine Gewebeanordnung, welche einen Effekt, ähnlich demjenigen beim Leuchtmoos, zur Folge hat. Das geringe ins Nest eindringende Licht wird in der Weise reflektiert und konzentriert, daß das Schnabelmal zu leuchten scheint, ein guter Wegweiser für die futterbringenden Eltern.

Instinktiv beginnen die jungen Nesthocker sehr bald ihre Schwanzspitze über den Nestrand zu schieben, um ihre Exkremente hinausfallen zu lassen, so daß die Reinlichkeit im Nest gewahrt wird. Bei manchen Vögeln, so den Schwalben, nehmen die Alten die Exkremente mit der Schnabelspitze auf und tragen sie davon. Nur wenige Vögel, wie z. B. Wiedehopfe, Hohltauben und Eisvögel, lassen eine Verschmutzung des Nestes zu.

Das Futter, welches die jungen Vögel von den Alten gebracht bekommen, weicht oft


Abb. 547. Fütterung junger Adeliepinguine (Pygoscelis adeliae) durch ihre Mutter. Aus Cowans Nature books. Phot. von Dr. J. H. Harvey Pirie.

erheblich von deren eigener Nahrung ab. Selbst bei ausgesprochenen Pflanzenfressern ist die Nahrung der Jungen tierischen Ursprungs; hiervon sind nur wenige Ausnahmen zu verzeichnen. Die jungen afrikanischen Strauße suchen sich sofort selbst Kräuter und Gräser als Futter, aber die amerikanischen Strauße, die Emus und Kasuare brauchen zuerst Insekten und Spinnen. Auch die jungen Enten beginnen gleich mit vorwiegend pflanzlicher Nahrung, die ihnen am besten die „Entengrütze", die Lemna-Decke der Dorftümpel, Seen und Teiche, liefert. Schwarze und Höckerschwäne rupfen für ihre Jungen eifrig Gras und tauchen ihnen Wasserpflanzen vom Grunde der Gewässer herauf. Alle die früher erwähnten „Weichfresser" (S. 81), alle Früchtefresser und die meisten Körnerfresser bringen ihren Jungen zunächst Raupen, zarte Insekten, Würmer, Schnecken. Erst allmählich mischen sie pflanzliche Nahrung bei.

Viele Vögel präparieren die Nahrung für ihre Jungen, indem sie sie vorverdauen. Sie würgen halbverdaute Massen herauf, die sie den Jungen in den Schnabel stecken. Das tun z. B. die Finken beim Übergang vom Insektenfutter zum Körnerfutter. Papageien würgen die halbverdauten Körner, Nüsse und Früchte, Schwalben und Spechte Insekten wieder herauf, um sie ihren Jungen zu geben. Fisch- und Amphibienfresser, so Reiher und Störche, beginnen auch die Fütterung mit halbverdauter Nahrung, um allmählich immer mehr Stücke von zerrissenen Fischen, Fröschen und Reptilien beizumischen. Junge Kormorane holen sich ihr Futter durch den Schlund direkt aus dem Magen der Mutter, Pelikane aus deren großer Schnabeltasche (Abb. 548). Möwen würgen Futter vor ihren Jungen auf den Boden aus. Die Sturmvögeln füttern ihre Jungen, indem sie ihnen eine ölige Masse in den Schnabel würgen, welche offenbar hauptsächlich aus dem Fett und halbverdauten Fleisch der gefressenen Fische besteht.


Abb. 548. Junger Pelikan aus der Schnabeltasche der Mutter sich Futter holend. Orig.-Photographie von Chapman.

Im allgemeinen haben die Nestflüchter größere

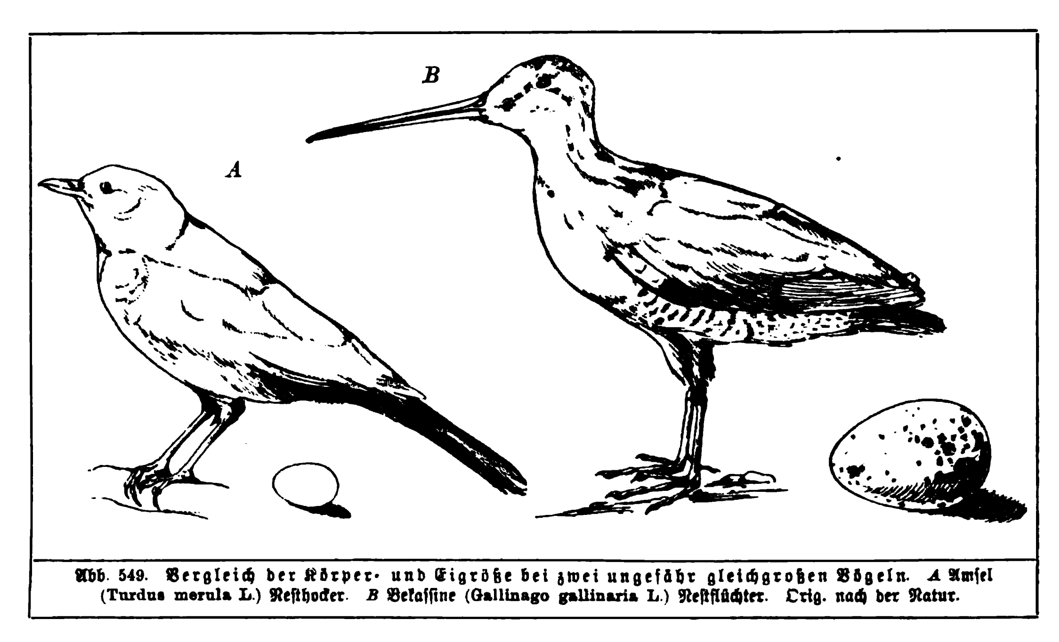


Abb. 549. Vergleich der Körper- und Eigröße bei zwei ungefähr gleichgroßen Vögeln. *A* Amsel (Turdus merula L.) Nesthocker. *B* Bekassine (Gallinago gallinaria L.) Nestflüchter. Orig. nach der Natur.

Eier und eine längere Brutzeit, die Nesthocker kleinere Eier und kürzere Brutzeit; um so länger dauert bei ihnen die Brutpflege der ausgeschlüpften Jungen. Die verhältnismäßig größten Eier sind diejenigen der Großfußhühner, deren Junge ja, wie wir gehört haben, in einem so selbständigen Zustand ihr Nest verlassen (vgl. S. 609 u. 645). Aber auch sonst finden wir die Unterschiede recht auffallend. Abb. 549 zeigt uns z. B. nebeneinander zwei annähernd gleich große Vögel, eine Amsel und eine Bekassine, von denen die eine Nesthocker, die zweite Nestflüchter ist. Daneben ist das Ei jedes der Vögel im entsprechenden Größenverhältnis abgebildet; der Unterschied ist sehr auffällig.

Bei den Säugetieren finden wir ganz analoge Verhältnisse; nur da bei ihnen die Größe und der Dotterreichtum der Eier durch die Ernährung von seiten des mütterlichen Körpers im Uterus ersetzt ist, finden wir bei ihnen analog der verschiedenen Brutdauer der Vögel verschieden lange Tragzeiten.

Am kürzesten tragen Beuteltiere, länger Insektenfresser, Raubtiere, manche Nagetiere, noch länger Affen und am längsten gewisse Huftiere. Ein Blick auf die Tabelle S. 653 zeigt, daß die Tragzeit auch eine deutliche Beziehung zur Größe der betreffenden Tierart zeigt. Während die Tragzeit bei einem Beuteltier nur 7—11 Tage dauert, beträgt sie bei einem Igel 4 Wochen, bei einem Fuchs, Wolf und Hund etwa 9 Wochen, bei einem Kamel 11—13 Monate, bei einer Giraffe $14^1/_2$ und bei einem Elefanten gar 22 Monate. Bei einem großen Raubtier, also z. B. einem Tiger, dauert sie länger als beim Hund, sie erreicht 22 Wochen, ebenso bei Bären 6—7 Monate. Aber selbst bei kleinen Huftieren übertrifft sie z. B. beim Reh mit 9—10 Monaten, beim Schaf mit 5—6 Monaten die Tragzeit ebenso großer Raubtiere. Innerhalb der Klasse der Nagetiere können wir Unterschiede feststellen, welche mit dem Körpervolumen gar nichts zu tun haben. So hat das kleinere Meerschweinchen 62 Tage Tragdauer, das größere Kaninchen dagegen nur 30 Tage. Hier liegen also andere Zusammenhänge vor, und zwar ist die Ursache der verschieden langen Tragdauer der verschiedene Reifezustand, in welchem die jungen Tiere geboren werden.

Tabelle der Tragdauer verschiedener Säugetierarten.

Beuteltiere:		Dromedar	11—13 Monate
Dasyurus viverrinus	11 Tage	Trampeltier	13 „
Riesenkänguruh	39 „ (ob inkl. Beutelzeit?)	Huanaco u. Lama	10—11 „
Insektenfresser:		Edelhirsch	ca. 10 „
Igel	1 Monat	Reh	9—10 „
Nagetiere:		Elch	9—10 „
Hausratte u. Wanderratte	ca. 3 Wochen	Ren	7—8 „
Kaninchen	30 Tage	Damhirsch	8 „
Meerschweinchen	62 „	Steinbock	5 „
Raubtiere:		Ibex hispanicus	5—6 „
Bär, brauner	6—7 Monate	Capra tragelaphus	5—6 „
Eisbär	6—7 „	Hausschaf	5—5½ „
Haushund	59—63 Tage	Ovis musimon	5 „
Wolf	63—64 „	Moschus-Ochse	9 „
Schakal	9 Wochen	Yak	9 „
Fuchs	9 „	Wisent	9 „
Hauskatze	9 „	Bos arni	10 „
Löwe	15—16 Wochen	Antilope cervicapra	9 „
Tiger	22 Wochen	A. gutturosa	6—7 „
Puma	15 „	Gazella dorcas	5—6 „
Iltis	40 Tage	Gemsen	6—7 „
Wale:		Antilocapra	ca. 8 „
Bartenwale	1—5/4 Jahr	Dujong	1 Jahr
weißseitiger Delphin	ca. 10 Monate	**Affen:**	
Huftiere:		Macacus nemestrinus	6—7 Monate
Elefant	22 Monate	Makaken überhaupt	ca. 7 „
Giraffe	14¼—14½ Monate	Cercopithecus cynosurus	7 „

Ehe wir die verschiedenen Ausbildungszustände kennen lernen, in denen die jungen Säugetiere zur Welt kommen, müssen wir erwähnen, daß sie alle als Säuglinge geboren werden, angewiesen auf eine ganz spezielle vom mütterlichen Körper für sie erzeugte Nahrung.

Alle jungen Säugetiere müssen nach der Geburt noch von der Mutter gesäugt werden, welche für diesen Zweck mit Milchdrüsen ausgestattet ist. Diese letzteren entstehen aus entsprechenden Anlagen wie die Schweißdrüsen der Haut; auch die Art ihrer Sekretion entspricht den Schweißdrüsen. Sie sind also mit diesen in genetische Beziehungen zu setzen, trotz der von diesen abweichenden Form, und sie haben mit Talgdrüsen nichts zu tun. In einem von Blutgefäßen reichlich versorgten Gebiet der Bauchhaut finden sich diese Drüsen, die auch im männlichen Geschlecht angelegt werden, beim Weibchen in stärkerer Entwicklung. Sie bilden vielfach ganze Polster. Bei den Kloakentieren münden sie in zwei kaum über ihre Umgebung erhabenen Drüsenfeldern aus, bei Beuteltieren und Plazentaliern ist die Bauchhaut ihrer Umgebung zu zapfenförmigen Fortsätzen, den sog. Zitzen, ausgezogen. Die niedersten Beuteltiere haben eine größere Anzahl solcher Zitzen in verschiedener Anordnung am Abdomen und entbehren noch eines Beutels. Trotzdem werden z. B. bei Marmosa-Arten die Jungen fest an den Zitzen hängend von der Mutter herumgetragen. Eine bedeutende Vervollkommnung dieser Brutpflegeeinrichtung ist bei der großen Mehrzahl der Beuteltiere durch die Entwicklung des Beutels oder Marsupiums gegeben. Es ist dies eine von besonderen Knochen, den Beutelknochen, gestützte Faltenbildung der Bauchhaut, welche meist, vor allem bei kletternden oder sich auf den Hinterextremitäten aufrichtenden Formen (Kängu-



Abb. 550. Brutbeutel von Didelphys sp. ein junger Embryo an einer der vier Zitzen hängend. Nat. Größe. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M.

ruhs) nach vorn, in einigen Fällen auch nach hinten geöffnet ist, z. B. bei Thylacinus cynocephalus, dem Beutelwolf und einigen anderen wagrecht laufenden Arten. Bei beutelbesitzenden Formen sind die Milchdrüsen und Zitzen nur auf die hintere Bauchregion, soweit der Beutel reicht, beschränkt, während sie bei den beutellosen Formen sich über den ganzen Bauch erstrecken.

Während die niederen Beuteltiere aus der Familie der Didelphyiden zahlreiche Zitzen besitzen, so Marmosa grisea 19, Peramys henseli 17—25, Didelphys marsupialis 5—13, von denen beide erstgenannten keinen, die dritte einen wohlentwickelten Beutel besitzt, sind bei den australischen polyprotodonten Beutlern, so bei Phascologale 4–10, bei Dasyurus 8, Thylacinus 4, bei den Diprotodonten gar nur 2—4 Zitzen vorhanden (Phascolarctiden 2, Macropodiden 4). Bei den letzteren Formen pflegt auch die Zahl der Zitzen konstant zu sein, während sie bei jenen schwankend ist. Mit der Reduktion der Zitzenzahl geht eine Reduktion der Zahl der Nachkommen Hand in Hand.

Wie in allen anderen Tiergruppen so sehen wir auch bei den Säugetieren mit der Vervollkommung der Brutpflege stets eine Beschränkung in der Zahl der Nachkommen verknüpft. Die mit vielen Zitzen versehenen Verwandten der Beutelratte (Didelphyidae) bringen eine größere Anzahl von Jungen zur Welt. Bei den höchstentwickelten Beuteltieren, z. B. den Känguruhs, sind es ihrer nur 1—2.

Die jungen Beuteltiere sind, wenn sie geboren werden, noch ganz embryonal, bewegungsunfähig, nackt und unentwickelt. Ihre normale Weiterentwicklung ist vollkommen von der Mitwirkung der Mutter abhängig.

Der Beutel stellt bei den Beuteltieren eine oft recht tiefe Einfaltung der Bauchhaut dar, in der vielfach eine ganze Anzahl von Jungen aufgenommen werden kann, und in welcher sie, auch wenn sie ziemlich herangewachsen sind, noch Platz genug finden. An der Bauchwand des Beutels befindet sich eine Anzahl von Zitzen, d. h. zapfenförmigen Fortsätzen der Bauchhaut, welche mit den Milchdrüsen in Verbindung stehen, indem die Ausführgänge mehrerer derselben sich in ihnen vereinigen. Mit der Tatsache, daß die jungen Beuteltiere in einem noch sehr embryonalen Zustand geboren werden, stehen verschiedene wichtige Tatsachen in engem Zusammenhang. Die Jungen können sich nicht selbständig in den Beutel begeben, sondern werden von der Mutter mit den Lippen oder der Zunge erfaßt und in



Abb. 551. Brutbeutel von Didelphys sp. mit neun Beutelsäuglingen. Verkl. ²/₃. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M.

den Beutel gebracht. Hier wird jedes Junge an eine Zitze gepreßt. Es können also nicht mehr Junge aufgezogen werden, als Zitzen vorhanden sind. Wenn also mehr Embryonen geboren werden, so muß eine Anzahl von ihnen zugrunde gehen. Das ist z. B. nach den Untersuchungen von Hill und seinen Mitarbeitern bei Dasyurus der Fall. Bei dieser Art entwickeln sich oft bis zu 20 Embryonen, aber nur acht Beutelsäuglinge bleiben von ihnen übrig, da nur acht Zitzen vorhanden sind. Die Jungen sind bei der Geburt nicht imstande, selbständig zu saugen. Ist die Zitze von ihrer Mundöffnung umfaßt, so wächst die Mundspalte röhrenförmig von den Seiten her zu. Die Jungen sitzen dann so fest an der Zitze, als wären sie festgewachsen (Abb. 550). So können sie selbst bei den beutellosen Formen von der Mutter mit herumgeschleppt werden. Wie Semon berichtet, wollen die australischen Ansiedler vielfach gar nicht daran glauben, daß die Beuteltierjungen auf andere Weise geboren und dann in den Beutel gebracht seien. Sie glauben vielmehr, sie seien aus der Bauchwand der Mutter sozusagen hervorgeknospt. Die Ernährung der Jungen geht nun in der Weise vor sich, daß durch die in der Umgebung der Milchdrüsen vorhandenen Muskeln die Milch in den Mund der Embryonen von der Mutter hineingepreßt wird.

Der Beutel besitzt am Umkreis seiner Öffnung einen kreisförmigen Schließmuskel (Sphincter marsupii), der es dem Weibchen ermöglicht den Eingang weit zu öffnen oder bis auf einen engen Zugang zu verschließen. Nach einiger Zeit der Beutelpflege bekommt das junge Beuteltier Haare (vgl. Abb. 553 S. 660), die Verbindung mit der Zitze wird eine weniger innige; das junge Tier kann die Zitze loslassen und wieder erfassen. Um diese Zeit beginnt es oft seinen Kopf aus der Öffnung des Beutels hervorzustrecken (Abb. 552). Nach einiger Zeit beginnt es, bei den Känguruhs, wenn die Mutter weit vorgeneigt am Boden weidet, gelegentlich Gras mitzufressen. Aber noch ziemlich lange, selbst nachdem es den Beutel verlassen hat und neben der Mutter herspringt, kehrt es zum Saugen in den Beutel zurück, oder wenn es dazu zu groß geworden ist, steckt es den Kopf in den Beutel, um die Zitze zu ergreifen. Solange es noch kann, springt es bei jeder vorhandenen Gefahr in den Beutel hinein. Übrigens ist es bekannt und auch Semon berichtet, daß Känguruhs, wenn sie in Not sind, z. B. wenn sie mit Pferden gehetzt werden, ihre Jungen im Stich lassen.

Auch bei den höheren Säugetieren sind Milchdrüsen stets ausgebildet. Sie entwickeln sich aus zwei längs der Bauchhaut zu beiden Seiten der Mittellinie symmetrisch hinziehenden Gewebeleisten, den sog. Milchlinien. Da diese sich vom Hals bis zu den Weichen hinziehen, können Milchdrüsen und Zitzen in allen Teilen der Bauchseite eines Säugetiers auftreten. Oft ziehen sie in zwei langen parallelen Reihen tatsächlich längs des ganzen Körpers sich hin und sind in größerer Anzahl vorhanden, so bei Ratten und Mäusen. Meist sind sie in Gruppen auf einzelnen Regionen des Körpers lokalisiert.

Während sie bei den Beuteltieren in zwei Reihen oder in einem Halbkreis am Abdomen, meist bedeckt vom Beutel angeordnet zu sein pflegen, ziehen sie sich bei Raubtieren in zwei schwach gegen die Leistengegend konvergierenden Reihen an Brust und Bauch hin. Bei Huftieren sitzen sie am hinteren Teil des Bauches, bei Walen ebenso, zu beiden Seiten der weiblichen Geschlechtsöffnung. Bei Nagetieren kommt öfter eine größere Zahl von Zitzen vor, die wie bei den Mäusen in zwei Gruppen angeordnet sein können, eine in der Brust- und eine in der Leistengegend. Bei den Fledermäusen, deren Zitzen in der Brustregion, meist hinter die Achselgrube gelagert, zu sitzen pflegen, gibt es einige Formen, welche auch noch Zitzen in der Schamgegend aufweisen. Nur an der Brust befinden sich die Zitzen bei Zahnarmen (Faultier, Schuppentier), Elefanten, Sirenen, Halbaffen und Affen nebst dem



Abb. 552. Riesenkänguruh (Macropus giganteus L.). Vorn Muttertier mit herangewachsenem Beutelsäugling im Beutel; im Hintergrund flüchtiges Exemplar.

Menschen. In vielen Fällen läßt sich ein charakteristischer Zusammenhang zwischen der Lage der Zitzen und der Biologie der betreffenden Tierarten erkennen. Während sie bei den auf der Weide mit gesenktem Kopf gehenden Huftieren meist am Hinterleib angebracht sind, so daß die Mütter während des Fressens ruhig ihre Jungen säugen können, liegen sie bei Schweinen, vielen Nagern, Raubtieren, welche ihre Jungen in einem Lager ernähren, an der ganzen Bauchseite entlang. Bei aufrecht kletternden Affen und den aufrecht fliegenden Fledermäusen, die bei der Bewegung ihre Jungen mit sich tragen, haben sie ihren Sitz in der Brustregion. Bei Nagern kann die Lage sehr wechseln; so finden wir sie bei Capromys am Oberschenkel, bei Erethizon oberhalb der Achselhöhle, dagegen bei den Oktodontinen und bei dem südamerikanischen Koypu (Myopotamus coypu) an der Seite des Rumpfes, weit nach oben verschoben. Der Koypu ist ein Wassertier, er säugt seine Jungen, die ihn stets begleiten, im Wasser; die Lage der Zitzen ermöglicht es den Jungen, an der Mutter hängend mit zu schwimmen und während des Schwimmens, die Nase über dem Wasser, zu saugen. Bei den Walen ist das gleiche Problem auf eine andere Weise gelöst.

Bei ihnen hängt sich das Junge an die Zitze der Mutter, die ventral gelegen ist, je eine zu beiden Seiten der Geschlechtsöffnung, und zwar jeweils in eine tiefe Tasche versenkt. Die Ränder dieser Tasche, welche durch einen engen Schlitz nach außen mündet, legen sich fest an die Lippen des Jungen, welche eigenartig umgebildet sind, so daß die Mundhöhle ein enges, um die Zitze sich legendes Rohr bildet. Die Zitze selbst ist von einem Strichkanal durchzogen, der in einen großen Hohlraum führt, die Zisterne, in welche von allen Seiten die Milchdrüsen einmünden. Um die Zisterne herum liegt eine starke Muskulatur, deren Kontraktion dem Jungen die Milch willkürlich, ohne daß sie sich mit Wasser vermischen kann, ins Maul spritzt. Das Junge kann also unter Wasser gesäugt werden, auch ohne Gefahr, sich zu verschlucken, da auch bei ihm schon der verlängerte Kehlkopf bis in die Nasenhöhle reicht, so daß an seinen beiden Seiten vorbei die Nahrung die Speiseröhre hinabgleiten kann. So finden wir also mutatis mutandis hier eine ähnliche Einrichtung wie bei den Beuteltieren.

Auch die Zahl der Zitzen zeigt bei den plazentalen Säugetieren ein ähnlich gesetzmäßiges Verhalten wie bei den Beuteltieren. Sie steht immer in einem Verhältnis zur Zahl der geborenen Jungen. Aber da die Jungen bei den höheren Säugetieren nicht fest an der Zitze hängen, können sie beim Saugen abwechseln, und es kann daher die Zahl der Jungen ohne Gefahr um ein geringes die Zahl der Zitzen übertreffen. Im allgemeinen finden wir aber fast stets die Zahl der Jungen eher geringer als die Zahl der Zitzen. Denn auch bei den höheren Säugetieren hat offenbar mit der Ausbildung der komplizierteren Brutpflege eine Beschränkung der Nachkommenschaft stattgefunden. Fast stets werden embryonal mehr Zitzen angelegt, als später fertig entwickelte zur Funktion gelangen. Solche embryonal angelegte, normalerweise später sich zurückbildende Zitzen, wie sie auch stets im männlichen Geschlecht während der Embryonalentwicklung nachweisbar sind, können gelegentlich bei einzelnen Individuen zur Entwicklung gelangen und führen dann zur Bildung überzähliger oder akzessorischer Zitzen und Brüste, wie sie bei Schafen, Rindern und beim Menschen öfter gefunden werden.

In der Regel finden sich bei den Säugetieren nur sieben bis acht oder bis herunter zu einem Paar Zitzen. Die einzige Zitze beim Pferd ist aus zwei Anlagen durch nachträgliche Vereinigung entstanden. Die höchste Zitzenzahl finden wir bei Nagern und Insektivoren. So hat Centetes 22 Zitzen. Unter den Insektivoren haben allerdings Igel, Maulwurf und Spitzmäuse nur wenige Nachkommen in einem Wurf, Igel z. B. vier bis fünf. Nagetiere bringen die meisten Jungen zur Welt, bei Mäusen sieben bis acht, bei anderen oft ein Dutzend und mehr; ihnen schließen sich von den Huftieren die Schweine an, die 12 bis 14 und mehr Junge gebären können und auch entsprechend viele Zitzen haben. Die übrigen Huftiere, Schafe, Ziegen und Rinder bringen meist eins bis drei, die Pferde fast immer nur ein Junges zur Welt, ebenso Elefanten und Nashörner Bei den Raubtieren werden in der Regel größere Würfe von Jungen auf einmal geboren, drei bis neun bei Wölfen, fünf bis sieben bei Hunden und kleineren Katzen sowie Mardern, Wieseln usw., während bei großen Katzen, also besonders Löwen und Tigern, wieder eine Beschränkung auf eins bis drei Junge sich konstatieren läßt. Unter den Seesäugetieren haben die Pelzrobben, wie wir früher schon hörten (S. 476), fast immer nur ein Junges, sehr selten Zwillinge. Das gleiche gilt auch für die Wale. Da jedoch in der Umgebung der zwei zur Entwicklung gelangenden Zitzen der Walmütter noch sechs weitere embryonal angelegt aber rückgebildet werden, dürfen wir wohl annehmen, daß die Vorfahren unserer Wale mehr Junge produzierten. Fledermäuse, Halbaffen und Affen sind in derselben Lage. Die Halb-

affen haben zwei oder vier Zitzen in der Brustregion. Sie bringen aber in der Regel nicht mehr als zwei Junge zur Welt. So finden wir denn bei ihnen selbst bei vierzitzigen Arten nur die zwei vorderen derselben funktionierend. Die Affen bringen ebenso selten wie der Mensch Drillinge oder gar Vierlinge zur Welt, auch Zwillinge sind nicht die Regel. Für das eine Junge stehen also zum Saugen die beiden Brüste zur Verfügung. Das gleiche ist bei der Mehrzahl der Fledermäuse der Fall. Immerhin ist es bemerkenswert, daß bei gewissen Fledermäusen, welche vier funktionierende Zitzen besitzen, so bei Lasiurus und Dasypterus, drei bis vier Junge nachgewiesen worden sind.

Sehr merkwürdig ist die Entstehung der größeren Zahl von Jungen bei einigen amerikanischen Gürteltieren. Bei ihnen entstehen mehrere Junge aus einem einzigen befruchteten Ei. Während man früher nach den Erfahrungen an der nordamerikanischen Tatusia annahm, daß das Ei auf dem Vierzellenstadium sich in die vier, nun selbständig sich weiter entwickelnden Blastomeren zerlege, zeigen neuere Erfahrungen, daß die sieben bis neun Jungen südamerikanischer Formen einem Knospungsvorgang der Frucht ihren Ursprung verdanken.

Die Zitzen der Säugetiere können nach zwei Typen ausgebildet sein. Entweder ist das ganze Drüsenfeld in Form einer Papille über die umgebende Haut emporgehoben, so daß die Drüsenmündungen sich nebeneinander auf der Höhe des entstandenen kegelförmigen Gebildes befinden, oder das Drüsenfeld ist in eine Röhre versenkt, welche dadurch entstanden ist, daß die das Drüsenfeld umgebende Haut sich zu einem kegelförmigen Wall erhoben hat, während die Drüsenmündungen in der Tiefe verblieben. Im ersteren Falle spricht man von einer wahren Zitze, im zweiten Fall von einer Pseudozitze. Die von den Milchdrüsen produzierte Milch gelangt bei den wahren Zitzen direkt an die Oberfläche, bei den Pseudozitzen dagegen in einen von der Hautoberfläche begrenzten Kanal, den sog. Strichkanal. Wahre Zitzen finden sich bei Beuteltieren, Halbaffen, Affen und beim Menschen, Pseudozitzen dagegen bei Raubtieren und vielen Huftieren, so bei Schweinen, Pferden und Wiederkäuern.

Die Milch ist ein Sekretionsprodukt der Milchdrüsen. In den letzteren findet kein Absterben von Gewebe statt, wie es z. B. in den Talgdrüsen zur Bildung des Sekrets vorkommt. Die Milch der verschiedensten Säugetiere enthält stets Eiweißverbindungen, Fett, Zucker, meist in der Form von Milchzucker, und schließlich Salze, unter denen Kalk und Chloride, Phosphorsäure und Alkalien eine besondere Rolle spielen. Die Zusammensetzung der Milch weist bei den verschiedenen Arten eine deutliche Beziehung zur Biologie der Nachkommen auf. Je mehr für den Aufbaustoffwechsel notwendige Bestandteile die Milch enthält, um so rascher kann das junge Tier wachsen. So sehen wir in der beistehenden Tabelle A die Milch des Kaninchens, welches in sechs Tagen sein Körpergewicht verdoppelt, sehr viel mehr Eiweißkörper und Salze enthalten, als sich in der Milch des Menschen finden, der sein Körpergewicht erst in 180 Tagen verdoppelt. Bei Tieren, deren Junge stark der Abkühlung ausgesetzt sind, ist die Milch sehr fettreich. So sehen wir bei dem Rentier, dessen Junge im kalten nordischen Klima aufgezogen werden müssen, die Milch 6 mal so viel Fett enthalten als beim Menschen, 15 mal so viel als bei Pferd und Esel; beim Delphin gar ist in der Milch 13 mal so viel Fett enthalten als in der Menschenmilch und 36 mal so viel als in der Pferdemilch.

Unmittelbar nach der Geburt, meist schon vor ihr und einige Tage nach ihr wird aus der Milchdrüse der Säugetierweibchen eine Flüssigkeit ausgeschieden, welche sich in ihrer Zusammensetzung von der gewöhnlichen Milch unterscheidet. Sie besteht aus einer sehr

Tabelle A.

Zeit der Verdoppelung des Gewichtes neugeborener Tiere in Tagen nach (Bunge)		In 100 Gewichtsteilen Milch sind enthalten			
		Eiweiß	Asche	Kalk	Phosphorsäure
Mensch	180	1,6	0,2	0,033	0,047
Pferd	60	2,0	0,4	0,124	0,131
Rind	47	3,5	0,7	0,160	0,197
Ziege	22	3,7	0,8	0,197	0,284
Schaf	15	4,9	0,8	0,245	0,293
Schwein	14	5,2	0,8	0,249	0,308
Hund	9	7,4	1,3	0,455	0,508
Kaninchen	6	10,4	2,5	0,891	0,997

Tabelle B.

Zusammensetzung der Milch bei einigen Säugetieren.

Art	in %			
	Eiweißsubstanzen	Fett	Milchzucker	Aschebestandteile
Kaninchen	10,4	16,7	2,0	2,5
Hund	7,3	11,9	3,2	1,3
Katze	7,0	4,8	4,8	1,0
Schwein	5,1	7,7	3,3	0,8
Pferd und Esel	2,0	1,2	5,7	0,4
Schaf	4,9	9,3	5,0	0,8
Rind	3,7	4,3	3,6	0,8
Ziege	3,5	3,7	4,9	0,7
Rentier	10,4	17,2	2,8	1,5
Kamel	4,0	3,1	5,6	0,8
Lama	3,9	3,1	5,6	0,8
Delphin (Globiocephalus melas)	7,6	43,8	—	0,5
Mensch	1,6	3,4	6,1	0,2

eiweißreichen Flüssigkeit, welche viele kernhaltige, mit Fetttröpfchen beladene Zellen enthält. Diese **Kolostrum** genannte Flüssigkeit ist eine Übergangsnahrung der Neugeborenen, welche zwischen der Embryonalernährung durch die Plazenta und der späteren Milchnahrung vermittelt.

Die Milch der Monotremen, wenigstens des Ameisenigels (Echidna hystrix) erwies sich nach den Untersuchungen von Neumeister als eine sehr eiweißreiche Masse, welche offenbar im Magen der Beuteljungen zu einem festen Pfropfen gerinnt. Sie ist jedenfalls anders zusammengesetzt als die Milch der höheren Säugetiere, denn sie enthält keine Phosphorsäure und wahrscheinlich auch keinen Milchzucker.

Die Jungen der Beuteltiere, bei denen der Aufenthalt in der Gebärmutter ein ganz kurzer ist, kommen im primitivsten Zustande zur Welt. Wegen der eigentümlichen Form der Pflege, die sie im Beutel der Mutter erfahren, unterscheiden wir sie von den Jungen der übrigen Säugetiere als **Beutelsäuglinge** (Abb. 553). An sie schließen sich die Jungen einer ganzen Reihe von Säugetieren an, deren Tragzeiten ebenfalls nicht sehr beträchtlich sind.



Abb. 553. Schon behaarte, heranwachsende Beutelsäuglinge von Didelphys sp. im Beutel der Mutter noch an den Zitzen angesaugt. Nat. Größe. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M.

Bei diesen Formen kommen auch die Jungen in einem noch sehr hilflosen Zustand zur Welt. Sie sind noch vollkommen auf die Pflege der Mutter angewiesen, welche an einem bestimmten Orte, bei einigen Formen in einem Bau, bei anderen doch wenigstens an einem geschützten, zurückgezogenen Orte, den wir als **Lager** bezeichnen, ihre Jungen zur Welt bringt. Bei der Geburt sind dieselben vielfach noch nackt und haarlos und sehr wärmebedürftig (vgl. Kap. 15). Oft sind sie blind, d. h. ihre Augen sind noch nicht geöffnet, und auch die übrigen Sinnesorgane pflegen auf einer unentwickelten Stufe zu stehen. Verhältnismäßig frühzeitig kommt bei den meisten von ihnen das Gehör zur Entfaltung, was wir daran erkennen können, daß z. B. die jungen Raubtiere sich sehr frühzeitig durch Schreien mit ihrer Mutter verständigen, die sie ebenfalls durch besondere Laute beruhigt. Manche Raubtiere, so z. B. der Puma, lassen im erwachsenen Zustand ihre Stimme überhaupt nur zur Fortpflanzungszeit ertönen. In den ersten Tagen, ja oft in den ersten Wochen sind die Säuglinge dieser Gruppe nur zu sehr geringen Bewegungen fähig. Wegen ihrer Gebundenheit an die Mutter und ihr Lager bezeichnen wir sie als **Lagersäuglinge**. Solche Lagersäuglinge finden wir unter den Zahnarmen, z. B. bei den in Bauten gebärenden Schuppentieren. Sie sind charakteristisch für die Insektivoren; sowohl für in Bauten gebärende Maulwürfe und Spitzmäuse wie auch für die in einem Lager ihre Jungen zur Welt bringenden Igel. Die jungen Igel sind noch nackt und sind nicht imstande sich zusammenzurollen. Erst nach einigen Wochen beginnen sie, sich frei zu bewegen und zu spielen; dann erst werden ihre Stacheln allmählich hart. Lagersäuglinge kommen auch bei einem Teil der Nagetiere vor, so z. B. bei Kaninchen, Hamster, Biber, Ratten und Mäusen. Sie alle sind bei der Geburt blinde hilflose Wesen, die oft wochenlang sorgsamer Pflege durch die Mutter bedürfen. Auch alle Raubtiere haben Lagersäuglinge. Jedermann weiß, daß z. B. unsere Hauskatze blinde Junge zur Welt bringt. Dasselbe gilt für die Mehrzahl der übrigen Raubtiere, doch gibt es immerhin Ausnahmen, so kommen z. B. die jungen Löwen mit offenen Augen zur Welt. Auch die den Raubtieren nahe verwandten Robben verhalten sich ähnlich, so bringt z. B. die früher S. 474 beschriebene Pelzrobbe ihr einziges

Junges am Land zur Welt, wo es wochenlang gänzlich von der Mutter abhängt. Lagersäuglinge kommen schließlich bei einer kleinen Anzahl von Huftieren vor. Es sind dies Schweine, Wildschweine und Pekaris. Bei den Wildschweinen z. B. werden die Jungen im Lager geboren, und sie bleiben dort 14 Tage lang in der Pflege der Mutter.

Als **Brustsäuglinge** können wir eine dritte Gruppe bezeichnen, welche zwischen den Lagersäuglingen und der nachher zu besprechenden letzten Gruppe eine vermittelnde Stellung einnimmt. Es sind das junge Tiere, welche zwar noch in hohem Grade von der Mutter abhängig sind, auch vielfach in einem ziemlich primitiven Zustand geboren werden, aber doch in mancher Beziehung die Lagersäuglinge in der Entwicklung des Körpers und der Instinkte übertreffen. Solche Brustsäuglinge kommen in der Regel mit offenen Augen und einem vollständigen Haarkleid zur Welt. Sie kommen meistens bei Formen vor, deren Weibchen nicht in einem Lager gebären oder doch in einem solchen sich nicht länger aufhalten, sondern vielmehr sehr bald ein bewegliches Leben aufnehmen. Brustsäuglinge finden sich in typischer Weise bei den Fledermäusen, bei Halbaffen, bei Affen und beim Menschen. Sie sind alle durch eigenartige Anklammerungsinstinkte ausgezeichnet. Die jungen Fledermäuse kommen schon mit einem ausgebildeten Milchgebiß zur Welt, dessen hakenförmige Schneidezähne ihnen dazu dienen, um sich im Fell der Mutter zu verankern. Die Halbaffen und manche Affen verwenden zu diesem Zweck Extremitäten und Schwanz. Bei den Affen ist ein ausgesprochener Klammerreflex vorhanden, der die Jungen geradezu zwingt, sich sofort mit den Fingern an dem Fell der Mutter festzuhalten. Einen Rest dieser Eigentümlichkeit können wir noch beim Säugling des Menschen in dem Umklammerungsreflex wahrnehmen, mit dem dieser jeglichen Gegenstand, z. B. einen dargebotenen Finger, krampfhaft umfaßt. Da die Fledermäuse beim Fliegen, die Affen beim Klettern ihre Jungen stets mit sich tragen, so ist die Bedeutung solcher Reflexe ohne weiteres einleuchtend. Ähnliches finden wir übrigens auch bei einer Reihe von anderen baumbewohnenden Tieren. Schon bei den Baumbeutlern klettern die Jungen, nachdem sie den Beutel verlassen haben, auf den Rücken der Mutter und halten sich dort in geschickter Weise fest. Das ist z. B. der Fall bei den Kusus (Phalanger) und bei dem Koala (Phascolarctus). Auch die amerikanischen Beutelratten tragen oft eine ganze Schar ihrer langschwänzigen Jungen in späteren Entwicklungsstadien auf ihrem Rücken, indem diese mit einer schuppenbedeckten Stelle am Ende ihres Ringelschwanzes den Schwanz der Mutter umfassen. Unter den Zahnarmen findet man die Jungen der baumbewohnenden Faultiere in ähnlicher Weise wie bei den Affen am Fell der Mutter angeklammert, und der Ameisenbär trägt monatelang sein Junges auf dem Rücken mit sich herum. Dasselbe kann man bei den Klippschliefern (Hyrax) und bei den Waschbären beobachten. Der Koypu, den wir oben schon wegen der eigentümlichen Lage seiner Zitzen erwähnt haben, wird oft im Wasser schwimmend angetroffen, während eine Anzahl seiner zahlreichen Jungen auf dem Rücken sitzt und die anderen neben ihm herschwimmen. Beide Gruppen können an den Zitzen der Mutter während des Schwimmens Milch saugen.

Die letzte Gruppe der Säugetiere bringt ihre Jungen in einem Zustand zur Welt, welche deren Bezeichnung als **Laufsäuglinge** gerechtfertigt erscheinen läßt. Solche kommen bei einigen Nagetieren und sonst hauptsächlich bei Huftieren vor. Laufsäuglinge sind dadurch ausgezeichnet, daß sie mit fertig entwickeltem Körperbau, vollkommener Behaarung, offenen Augen, funktionierenden Sinnen und ausgesprochener Beweglichkeit zur Welt kommen. Mindestens einige Stunden, oft aber auch schon wenige Minuten, nachdem sie geboren sind, können sie sich in Bewegung setzen. Sie werden von der Mutter abgeleckt, sonst erfahren sie zunächst keine weitere Pflege. Sie müssen sich selbst die Milch an den Zitzen



Abb. 554. Nasenaffenfamilie (Nasica entellus) aus Borneo. Mutter mit Brustsäugling. Orig. nach Objekten der Münchner Staatssammlung und nach Photographien nach dem Leben.

suchen und müssen der Mutter folgen, welche bei all den in Betracht kommenden Arten keinen beständigen Aufenthaltsort hat, sondern immer auf der Wanderschaft ist.

Nagetiere mit Laufsäuglingen sind z. B. die südamerikanischen Agutis (Dasyprocta) und die Meerschweinchen. Ihre Jungen sind vollständig behaart, haben offene Augen und beginnen gleich nach der Geburt umherzulaufen. Ebenso haben die Jungen der Stachelschweine und der Hasen offene Augen; die letzteren laufen schon sehr bald der Mutter nach, sehr im Gegensatz zu den blinden nackten Jungen der Kaninchen, welche wochenlang im Bau unter der Pflege der Mutter bleiben müssen. Das Meerschweinchen hat aber 62 Tage, das Kaninchen nur 30 Tage Tragdauer.

Ganz besonders selbständig sind die Laufsäuglinge der Huftiere (Abb. 555), vor allem der herdenbildenden Wiederkäuer. Viele von diesen Tieren führen ein unstetes Wanderleben.



Abb. 555. Elenantilope und vier Tage alter Lauffäugling, geboren im Londoner Zoologischen Garten.
Photographiert von W. S. Berridge. Aus Gowans Nature Books.

Auf der Suche nach Nahrung und in der Angst vor Feinden wandern sie von einem Ort zum anderen, und auch die Mütter unterbrechen diese Wanderung nicht, wenn sie gebären wollen. Hudson hat sehr anschauliche Schilderungen des Benehmens der Laufsäuglinge bei den Schafen gegeben. Diese Tiere, welche auf den Pampas von Argentinien in großen Herden gezüchtet werden, treibt man oft von einem Ort zum anderen; dann bleibt manchmal ein Mutterschaf für einen Augenblick stehen, bringt sein Junges zur Welt, um dann sofort im Trab der übrigen Herde nachzueilen. Der Säugling ist mit einem vollkommenen Haarkleid bedeckt, hat, kaum wenige Minuten alt, offene Augen, alle Sinne sind wohl entwickelt. Vor allem ist er aber mit einer Reihe von Instinkten begabt, welche ihm zeigen, was er zunächst im Leben zu tun hat, ohne daß er noch Erfahrungen gesammelt hat. Allem, was sich schnell bewegt, folgt er nach; das ist in der Regel zunächst die ihm vorantrabende Mutter, es kann aber auch ein vom Wind vorübergeblasener Grasballen oder ein vorüberreitender Hirt das Tierchen zu einem schweren Irrtum veranlassen. Normalerweise folgt es aber der Mutter und sucht an ihren Zitzen Milch zu saugen. Ganz in ähnlicher Weise kommen bei anderen Huftieren die Jungen als Laufsäuglinge zur Welt. Junge Giraffen beginnen schon etwa eine Viertelstunde nach der Geburt ihre Beine zu benutzen; ebenso die Antilopenarten, Gemsen und Gazellen. Junge Pferde, Esel, Zebras und Kamele, ferner Tapire, Klippschliefer und Elefanten folgen sofort der Mutter; allerdings haben manche von ihnen, so z. B. die jungen Fohlen, ungewandte, oft sogar unsichere Beinbewegungen. Bei den Hirschen sind die Jungen sogar so schwächlich, daß sie erst zwei oder drei Tage nach der Geburt den Eltern nachlaufen, bis dahin bleiben sie in der Regel mit der Mutter im Dickicht verborgen.

Sie alle werden durch den gleichartigen Instinkt veranlaßt, der Mutter oder irgendeinem anderen Mitglied der Herde nachzulaufen. Während wir bei den Nestflüchtern unter den Vögeln hauptsächlich Einwirkungen auf den Gehörsinn feststellen konnten, werden hier bei den Laufsäuglingen der Huftiere die geeigneten Bewegungen instinktiv durch Einwirkungen auf den Gesichtssinn veranlaßt. Sehr viele Tiere mit Laufsäuglingen haben am hinteren Teil des Körpers irgendwelche auffallende Flecken oder Zeichnungen. Allgemein bekannt ist die weiße Blume des Hasen, der Spiegel des Rehes. Bei vielen Antilopen und Wildpferden ist die Region der Schwanzwurzel von einem weißen oder hellen Fleck umgeben, der oft schwarz oder dunkelbraun umgrenzt ist. Dieser Flecken wirkt als Signal auf das junge Tier und hält es bei der Mutter. Ich habe selbst eine Beobachtung machen können, welche sehr für diese Annahme spricht. Ich fuhr einmal auf einem Fahrrad, dessen

Schutzblech hellgelb lackiert war, eine Waldstraße bergab. Dabei passierte es mir, daß ich in rascher Fahrt zwischen einer Ricke und ihrem Kitz hindurch sauste. Durch seinen Instinkt veranlaßt, folgte das junge Tierchen meinem Rad oder vielmehr dessen hell lackiertem Schutzblech, welches als Signal auf seine Augen gewirkt und den Nachlaufreflex ausgelöst hatte. Wie zuerst Wallace angenommen hat, sind die Signalflecken, die wir so vielfach bei Herdentieren antreffen, auch von Bedeutung, um die erwachsenen Tiere bei der Flucht zusammenzuhalten.

Die Dauer des Säugens ist bei den verschiedenen Säugetiergruppen verschieden lang. Dabei sind nicht etwa die Laufsäuglinge diejenigen, welche am kürzesten die Muttermilch genießen. Nagetiere, Insektenfresser, auch Raubtiere werden im allgemeinen kurze Zeit gesäugt, während unter den Huftieren Elefant, Nashorn und Flußpferd mehrere Jahre lang an der Mutter saugen. Viel früher als Lager- und Brustsäuglinge beginnen aber Laufsäuglinge die Milchnahrung teilweise aufzugeben oder doch sie mit anderer Nahrung zu vermischen. Während junge Raubtiere oft erst nach Wochen und Monaten Fleischnahrung zu genießen beginnen, fangen die Laufsäuglinge mancher pflanzenfressenden Tiere oft schon in den ersten Tagen ihres Lebens an, Blätter und Gras zu beknabbern. Die jungen Meerschweinchen nehmen oft schon nach wenigen Stunden grüne Blätter z. B. von Spinat oder Salat zu sich. Die Laufsäuglinge werden frühzeitig durch ihren eigenen Instinkt zur geeigneten Nahrung geführt. Überall wo die Eltern sich aufhalten, bietet sie sich ihnen von selbst dar. Die Lagersäuglinge der Raubtiere dagegen müssen erst lernen, Fleisch zu fressen und, was noch viel schwieriger ist, sie müssen lernen, sich dasselbe zu verschaffen. Schon frühzeitig, noch ehe die Jungen zu saugen aufgehört haben, beginnen die Alten ihnen Knochenstücke vorzulegen; dann schleppen sie immer mehr erlegte Tiere herbei. Eine Füchsin oder Wölfin, welche Junge im Bau hat, ist bald der Schrecken der ganzen Nachbarschaft. Sie schafft herbei, was sie an Vögeln und kleinen Säugetieren erbeuten kann. So fand ich einmal in einem Fuchsbau die Skelette von mehreren jungen Rehen. Wenn die jungen Raubtiere heranwachsen, müssen sie bald lernen, sich ihre Nahrung selbst zu fangen; damit beginnt ein wichtiger Abschnitt in ihrem Leben, die Erziehung, über die wir gleich nachher näheres hören werden. Hier wollen wir zunächst noch hervorheben, daß die Jungen von fruchtfressenden Säugetieren, also manche Raubtiere, Halbaffen und Affen, allmählich Früchte der Milchnahrung beimischen, wobei meistens die jungen Tiere von selbst die betreffenden Früchte sich zu holen beginnen. Es scheint, daß sogar bei den Affen keine Fütterung mit erbeutetem Futter von seiten der alten Tiere stattfindet.



Abb. 556. Rebhuhn auf dem Nest geduckt brütend und trotz Gefahr beim Nest ausharrend.

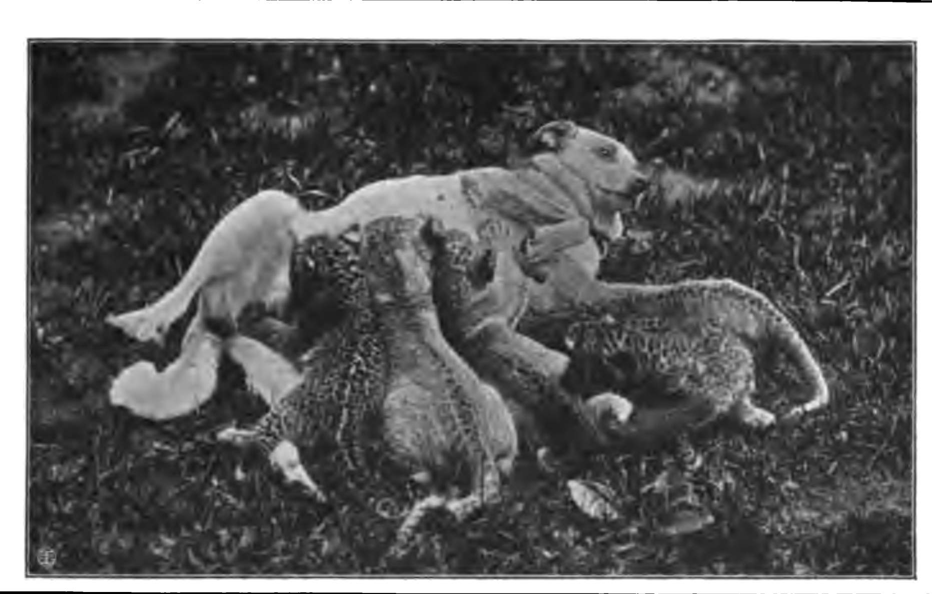


Abb. 557. Hündin, junge Löwen und Leoparden säugend. Nach einer Photographie des Berliner Zoologischen Gartens.

Bei Fischen sowohl als auch ganz besonders bei Vögeln und Säugetieren suchen die Alten ihre Brut gegen Angriffe von Feinden zu verteidigen. Mutig wenden sich selbst kleine Tiere gegen überlegene Angreifer, vor denen sie außerhalb der Brutzeit ohne weiteres entfliehen würden. Die meisten Vögel verteidigen in größter Erregung ihre Gelege und vor allem ihre junge Brut; Schwarzhalsschwäne rennen nach Heinroth, auch wenn sie gerade weit vom Nest entfernt sind, in größter Hast zu diesem und werfen sich so über die Eier, daß man befürchten muß, daß sie sie zertreten. Ebenso werden die Jungen, deren Führung der Vater übernimmt, von ihm verteidigt. Graugänse dagegen lassen, nachdem sie zuerst sich geduckt haben, bei steigender Gefahr ihr Nest im Stich, um sich mit dem Männchen zu vereinigen und gemeinsam mit ihm aus der Ferne die weitere Entwicklung der Störung zu beobachten. Brütende Raubvögel, ebenso Wölfe, Löwen, Leoparden, welche Junge haben, sind besonders gefährlich und greifen in die Nähe ihres Aufenthalts kommende Menschen und eventuell auch Tiere an. Selbst Elefanten, Nashörner und manche anderen Huftiere sind in dieser Periode sehr angriffslustig.

Viele Tiere suchen aber durch Verbergen und List ihre Jungen zu schützen. Die Henne nimmt ihre Küchlein unter ihre Flügel, wenn der Schatten des Habichts über sie hingleitet. Manche Vögel, so z. B. die Tafelente und andere Enten (vgl. Abb. 502 S. 611), bedecken bei Gefahr hastig ihr Nest mit Reisern, Röhricht und Binsen, ehe sie es verlassen.

Ein merkwürdiger Instinkt ist einer größeren Anzahl von Vögeln mit einigen Säugetieren gemeinsam. Unsere Pieper, aber auch Wildenten, Rebhühner und andere Vögel, Füchse usw. stellen sich bei ihrer Brut drohender Gefahr, als seien sie hinkend, schwach und bewegungsunfähig, um den Widersacher auf die scheinbar leichter zu erlangende Beute zu locken.

Vögel und Säugetiere erkennen im allgemeinen ihre Jungen an deren individuellen Lauten oder Gerüchen. Ein fremdes Junges wird als solches erkannt und oft vertrieben oder getötet. Doch ist bei vielen Arten der Brutpflegeinstinkt so hoch entwickelt, daß auch

fremde Junge zur Pflege ohne weiteres zugelassen werden. Gänse, Enten, Singvögel pflegen, wenn Zufall oder Eingreifen des Menschen ihnen fremde Junge der eigenen Art zuführen, diese ebenso sorgfältig wie ihre eigenen. Es ist verständlich, daß manche Tierarten ihre Jungen sicherer erkennen und von fremden unterscheiden. Haustiere haben auch in dieser Beziehung weniger differenzierte Sinne und Instinkte als wilde Tiere. Heinroth berichtet, daß bei einer Ehe zwischen einem aus der Freiheit stammenden Grauganserl und einer Hausgraugänsin letztere ein zugeführtes fremdes Junge nicht unterschied, während der Vater den Fremdling bemerkte, zuerst über ihn herfallen wollte, sich aber dann allmählich an ihn gewöhnte. Bei Raubvögeln und Störchen usw. findet ja vielfach beim Verlust eines Ehegatten dessen Ersatz durch ein fremdes Individuum statt, welches an der Pflege der Jungen so eifrig teilnimmt, als wären es seine eigenen.

Auch junge fremde Vogelarten werden von Singvögeln, Hühnern, Gänsen usw. oft ohne weiteres adoptiert. Hennen, welche junge Enten ausbrüten und unter ihre Obhut nehmen, sind ein bekannter Anblick. Die Pflege des jungen Kuckucks durch seine Pflegeeltern ist ebenfalls ein Beweis für den instinktmäßigen Charakter der Brutpflege bei Singvögeln.

Säugetiere nehmen ebenso bereitwillig fremde Junge der gleichen oder anderer Arten zur Pflege und Erziehung an. Eine in der Laktation begriffene Säugetiermutter läßt gern ein fremdes Junges, vor allem wenn eigene zugrunde gegangen sind, zum Saugen zu. Daß sehr leicht fremde Junge bemuttert werden, beweist die Aufzucht junger Wölfe, Tiger, Löwen durch Hündinnen (Abb. 557), junger Huftiere aller Gruppen durch Ziegen und Kühe. In der freien Natur kommen solche Unterschiebungen allerdings kaum jemals vor.

11. Erziehung und Spiele der Tiere.

Nur bei den Vögeln und Säugetieren sind die Beziehungen zwischen Alten und Jungen so innige und so lang andauernde, daß wir im eigentlichen Sinne des Wortes von einer Erziehung der Jungen sprechen können. Wir haben gesehen, daß bei den Wirbellosen nur ganz kurz dauernde Familienbeziehungen vorkommen und auch bei den Fischen, bei denen ja öfter die jungen Larven vom Vater behütet und geleitet werden, können wir wohl nicht eine eigentliche Erziehung annehmen; zwar werden wohl bei dem guten Gedächtnis der Fische die jungen Tiere sich angewöhnen, bei gewissen Vorgängen in ihrer Umgebung die Schreckreaktionen des Vaters nachzuahmen. Somit können sie immerhin, ausgehend von instinktmäßigem Handeln, allmählich einen gewissen Erfahrungsschatz sammeln. Es liegen aber über solche Zusammenhänge keine Beobachtungen vor. Dagegen hat man bei Vögeln und Säugetieren vieles festgestellt, was man nur als Erziehung bezeichnen kann. Während die niederen Tiere, so z. B. die Insekten, beim Auskriechen aus der Puppe vollkommen über ihre Bewegungsmechanismen verfügen, während ferner bei ihnen die Sinnesorgane durch Aufnahme von Reizen die Veranlassung zu gesetzmäßigen Bewegungen sind, verfügen die jungen Vögel und Säugetiere oft nicht einmal über eine willkürliche Beweglichkeit ihrer Gliedmaßen. Die für das Leben notwendigen Instinkte werden ihnen durchaus nicht alle in einem fertigen Zustand mitgegeben. Angehörige nahestehender Arten unterscheiden sich oft sehr in dieser Beziehung. Während die einen mehr oder weniger zum selbständigen Leben von vornherein bestimmt erscheinen, müssen andere noch sehr viel lernen, ehe sie die Hilfe der Eltern entbehren können. Neben den vererbten Instinkten spielt das, was Lloyd Morgan die Tradition nennt, die Gewohnheiten, welche die jungen Tiere von den Alten erlernen, um sie selbst später wieder ihren Nachkommen zu übermitteln, eine große Rolle.

Selbst die Nestflüchter unter den Vögeln und die Laufsäuglinge unter den Säugetieren machen bei aller Beweglichkeit oft verkehrte Bewegungen. Sie rennen gegen Hindernisse, versuchen in verkehrter Weise auszuweichen oder umzubiegen, sie wackeln und torkeln und verlieren leicht das Gleichgewicht. Fast alle Schwimmvögel werden auf dem festen Land geboren und müssen das Schwimmen oder doch wenigstens das Zutrauen zum feuchten Element erst erlernen. Kein Vogel, außer den jungen Großfußhühnern (vgl. S. 609), kann beim Verlassen der Eischale schon fliegen, auch das Fliegen muß zuerst gelernt sein. Während die Nestflüchter, die meistens am Boden sich aufhalten, ohne Gefahr ihre ersten Flugübungen unternehmen, sind besonders die auf hohen Bäumen ausgebrüteten Nesthocker in einer viel ungünstigeren Lage. Der erste Flug ist für sie eine gefahrvolle Unternehmung, die sie nur nach vielfacher Ermunterung durch die Alten wagen. Die alten Vögel machen den jungen unablässig die nötigen Bewegungen vor, ja sie sollen sie sogar manchmal im Schwebeflug dahingleitend, mit den Flügeln stützen. Singvögel locken durch vorgehaltenes Futter die Jungen aus dem Nest, Störche und Raubvögel stoßen sie aber über den Nestrand; letztere fangen sie während des Sturzes vielfach wieder auf. Im Anfang geht das Fliegen automatisch vor sich, aber ohne richtige Gleichgewichtshaltung, mit unbestimmtem Ziel, oft den Anflugsort verfehlend, unter Fallen, Flattern und Anstoßen. Beim Fliegen wie beim Schwimmen geht es aber genau wie beim Fressen und Schlucken. Alle Bewegungen sind durch den Bau des Tieres und durch seine Instinkte vorbereitet. Das junge Tier muß nur das Fliegen und Schwimmen versuchen, dann geht es schon von selbst. In noch ausgesprochener Weise bei den Nestflüchtern als bei den Nesthockern finden wir in den ersten Tagen des Lebens alle möglichen Bewegungen, die rein instinktmäßig vor sich gehen. Erst mit der Zeit geraten diese Bewegungen unter die Herrschaft von Erfahrungen. Zur Sammlung von solchen Erfahrungen trägt hauptsächlich die Erziehung durch die alten Tiere bei. Die meisten jungen Schwimmvögel können schwimmen, sobald sie aufs Wasser gesetzt werden. Die Berührung mit dem feuchten Element löst automatisch die richtigen Schwimmbewegungen aus. Junge Enten gehen auch ohne weiteres von selbst ins Wasser und beginnen zu schwimmen, selbst wenn sie von einer Henne ausgebrütet worden sind. Junge Schwäne und Möven gehen nicht so frühzeitig ins Wasser und müssen oft von ihren Müttern hineingebracht werden. Junge Schwäne, welche die Mutter ins Wasser gezwungen hat, suchen wieder ans Ufer oder der Mutter auf den Rücken zu klettern. Ähnlich geht es mit dem Tauchen; während manche junge Vögel das Tauchen instinktmäßig frühzeitig von selbst versuchen, nimmt der Haubentaucher, wenn er unters Wasser geht, seine Jungen unter seine Flügel.

Auch bei den wasserbewohnenden Säugetieren muß das Aufsuchen des Wassers oft erzwungen und das Schwimmen, wenigstens das geschickte Schwimmen, erlernt werden. Zwar beim Wal muß das Junge wohl als Lauf- oder richtiger Schwimmsäugling zur Welt kommen, gleich mit allen Schwimminstinkten begabt. Aber bei Eisbär und Robben werden die Jungen von der Mutter, bei ersteren unter einem Vorderbeine, bei letzteren im Maul ins Wasser getragen und lernen erst unter deren Leitung schwimmen.

Wie sehr bei vielen jungen Tieren die zweckmäßigen Bewegungen erblich übermittelt und vollkommen vorbereitet sind, zeigt die Tatsache, daß junge Nestflüchter vollständig imstande sind, die richtigen Bewegungen zum Aufpicken eines Kornes oder eines anderen Gegenstandes auszuführen, daß aber junge Hühner, Fasanen und Strauße dies nicht tun, ehe nicht die Mutter ihnen die Pickbewegung vorgemacht hat. Die Mutter kann für diesen Zweck auch durch einen Finger, einen Bleistift oder ein Stückchen Holz ersetzt werden, mit welchem man neben solch einem jungen Vogel auf den Boden tupft. Sofort ahmt das junge Tier



Abb. 558. Fuchsfamilie vor dem Bau. Die Jungen zerreißen spielend und sich balgend ein von der Mutter gebrachtes Huhn. Nach dem Gemälde von Bruno Liljefors.

die Bewegung nach und beginnt Körner aufzupicken. Im Anfang ist das Fressen bei den jungen Vögeln eine reine Instinkthandlung, erst allmählich lernen sie durch Erfahrung Unterschiede zwischen den Gegenständen zu machen. Anfangs picken sie wahllos Steine, Hölzchen, Insekten, Fleisch und Körner auf, schlucken aber nur die geeignete Nahrung herunter. Allmählich steigert sich die Treffsicherheit beim Zielen auf bestimmte Gegenstände. Die Nesthocker sind auch in diesen Punkten viel unselbständiger als die Nestflüchter, sie bekommen das Futter von den Eltern in den Schnabel gesteckt. Die Raubvögel zerreißen Tiere, um sie stückweise den Jungen in den Schnabel zu stecken; Körner- und Fruchtfresser bekommen die entsprechende Nahrung ganz oder zerstückelt in den Mund gebracht. Junge Vögel dieser Art können schon ziemlich selbständig sein und doch in hungrigem Zustand mit aufgesperrtem Schnabel nach Futter schreien, obwohl solches in reichlicher Fülle dicht neben ihnen auf dem Boden liegt, ohne daß ihr Instinkt sie über dessen Brauchbarkeit belehrt. Ebenso wie die jungen Vögel brauchbare und unbrauchbare Nahrung allmählich unterscheiden lernen, so sammeln sie bald Erfahrungen über schlechten Geschmack oder Gefährlichkeit von Pflanzen, Früchten, Insekten und dergleichen. Besonders gefahrdrohende Objekte werden erst allmählich unter dem Einfluß von Erfahrungen, vorher aber noch unter dem der Warnrufe und -signale der Eltern kennen gelernt. Meist liegt auch hier ein Instinkt zugrunde, der z. B. junge Vögel veranlaßt, sich bewegenden größeren Gegenständen oder bestimmten Geräuschen gegenüber Schreckreaktionen und Fluchtbewegungen auszuführen. Erst allmählich werden Unterschiede erlernt, welche z. B. eine Krähe befähigen, zwischen dem Wanderer mit dem Spazierstock und dem Jäger mit der Flinte zu unterscheiden; oder Hirsch und Reh veranlassen, ruhig neben dem vorbeidonnernden Eisenbahnzug zu weiden. Die Furcht vor dem Menschen muß erst erlernt werden, wie vor allem das Benehmen von Vögeln auf einsamen ozeanischen Inseln beweist, welche nicht die geringste Scheu vor den Menschen haben, bis die Erfahrung sie klüger gemacht hat.

Je nach der Entwicklungsstufe, welche das erwachsene Tier erreichen kann, haben die

Jungen verschieden viel zu lernen. Die komplizierteste Erziehungsausbildung erfahren wohl junge Säugetiere. Haben sie erst einmal in ihrer Umgebung sich zurechtfinden und die Bewegungen ihres Körpers im allgemeinen beherrschen gelernt, dann fangen sie an, die besonderen Bewegungen und Handlungen zu üben, welche für die Art charakteristisch sind. Dabei sieht man sie oft wie zur Übung in einer Weise sich bewegen, daß man unwillkürlich dazu kommt, von den Spielen der jungen Tiere zu sprechen. Groos, welcher ein ganzes Buch über die Spiele der Tiere geschrieben hat, widerspricht der Erklärung, welche in ihnen ausschließlich den Ausdruck eines Überschusses von Kraft erblickt. Er sieht vielmehr in ihnen für das zukünftige Leben der Tiere sehr notwendige Vorübungen. Ich schließe mich vollkommen seiner Ansicht an, möchte sie aber noch dahin erweitern, daß ich die Spiele als eine besondere Form der schon öfter erwähnten, bei den Tieren so allgemein verbreiteten Probierbewegungen ansehe. Sie werden ausgeführt, um die Fähigkeiten der einzelnen Gliedmaßen zu erproben, dabei tritt von selbst die notwendige Übung ein. So finden wir sie schon bei Fischen und bei vielen Vögeln als Bewegungsspiele ausgebildet. Junge Fische, z. B. Characiniden, führen z. T. geradezu Reigen auf. Junge Vögel, welche einmal die Zuversicht zu den Fähigkeiten ihrer Füße und Flügel gewonnen haben, sehen wir „in munterem Spiel" am Boden und in der Luft sich tummeln. Bei vielen Säugetieren werden durch die Erziehung diese Übungen in bestimmte Bahnen geleitet. Der Instinkt, einem bewegten Gegenstand nachzulaufen, veranlaßt die Jungen bei vielen Raubtieren, z. B. Hunden, ferner vielen Huftieren, einander und den Alten wie wild nachzurennen. Man hat oft den Eindruck wie von spielenden Kindern, wenn man solche junge Tiere bis zur Erschöpfung hintereinander herrasen sieht. Ziegen und Schafe, Antilopen und Gemsen führen in jugendlichem Alter ohne jede Ursache possierliche Sprünge aus. Felsenbewohnende Formen, wie z. B. Ziegen, Wildschafe, Klippschliefer üben sich im Ersteigen von steilen Gegenständen. Ebenso sieht man Klettertiere, also Katzen und vor allem Affen, an Bäumen und Ästen ihre Turnübungen ausführen. Die großen Katzen leiten ihre Jungen direkt zu solchen Bewegungsspielen an, indem die Mutter mit der Schwanzspitze vor ihnen hin und her wedelt, so daß die Jungen darnach springen und greifen. Steine, Grasballen, Stückchen Holz werden mit der Pfote davongeschleudert und verfolgt, als ob sie ein lebendes Wesen wären. Bald fangen bei den Katzen, Wieseln, Frettchen, Iltissen usw. die Eltern an, den Jungen lebende kleine Tiere, z. B. Mäuse, zu bringen, denen jene dann nachspringen und welche zur Übung in den Jagdbewegungeu benützt werden; ja selbst die erwachsenen Katzen üben sich noch in ähnlicher Weise an ihrer lebenden Beute, die sie wieder entspringen lassen, um sie von neuem zu fangen. Auch gegenseitig jagen sich junge und heranwachsende Tiere in solchen Jagdspielen, wobei sie alle Gelegenheit haben, die Fähigkeiten ihres Körpers zu entwickeln. Ganz allmählich werden die Jungen von Raubtieren auf richtige Jagdzüge von der Mutter oder beiden Eltern mitgenommen. Wölfe, Löwen und andere Raubtiere leben oft familienweise, und es dauert bei manchen Formen ziemlich lange, ehe die jungen Tiere alle Jagdmethoden richtig beherrschen. Bei den jungen Löwen soll diese Lehrzeit bis zu anderthalb Jahren dauern. Im Anfang sind nur die Alten die Jäger, die Jungen warten im Hintergrund, bis die Beute tot ist, um sich dann am Mahl zu beteiligen. Solange die jungen Raubtiere noch schwach und ungewandt sind, greifen die alten meist nur schwache und wehrlose Tiere an. In den afrikanischen Kolonien bekommen es die Ansiedler in höchst unangenehmer Weise an ihren Schaf- und Ziegenherden, besonders an deren Lämmern und Zicklein zu merken, wenn in der Nähe Löwen oder Leoparden mit dem Jagdunterricht ihrer Jungen beschäftigt sind. Ungefähr einjährige Löwen jagen und töten schon selbst ihr Beute-

tier, jedoch nicht ohne die Aufsicht der Eltern, welche in der Nähe warten, um im Notfall zu Hilfe zu eilen. Die Zahl der Wunden, deren ungeschickte Anbringung an verschiedenen Körperteilen, der langsame Tod des Opfers verraten die Unerfahrenheit des jungen Räubers. Beim Puma hat man schon wenige Wochen alte Tiere die Mutter auf der Jagd begleiten sehen.

Übungsspiele sind auch die Raufereien und Balgereien, welche bei so vielen jungen Tieren beobachtet werden können. Hunde, junge Bären, Tiger, Löwen, Jaguare, alle kämpfen miteinander in einer Art und Weise, die wir als Spiel bezeichnen müssen, da sie in der Regel Zähne und Klauen dabei nicht ernsthaft verwenden. Solche **Kampfspiele** führen übrigens viele Tiere auch in erwachsenem Zustande aus. Bei Katzen und Hunden beteiligen sich vielfach die Mütter an den Kampfspielen der Jungen, sie bis zu einem gewissen Grade anleitend, sie aber auch, wenn sie gegen die Mutter zudringlich werden und ihr Schmerzen bereiten, durch Schläge mit den Pranken zurechtweisend. Allerdings sollen die Mütter nie in die Kämpfe der jungen Tiere eingreifen, auch dann nicht, wenn dieselben sich ernsthaft verletzen, was speziell bei Raubtieren nicht selten vorkommen soll. Ein charakteristisches Bild sind die jungen Füchse oder Dachse, im Alter von etwa drei Wochen, die vor dem Bau unter der Leitung der Mutter ein Opfer zerreißen, an Knochen knabbern, spielen und sich balgen (vgl. Abb. 558).

Horntragende junge Huftiere beginnen schon unter Kapriolen aufeinander loszustürzen und mit den Stirnen zusammenzustoßen, ehe noch die Hörner hervorgewachsen sind. Auch die Füllen von Eseln, Pferden und Zebras suchen sich zu beißen und mit den Vorderbeinen zu schlagen.

Besonders interessant sind die Spiele der höchststehenden Säugetiere, der Affen. Bei ihnen handelt es sich nicht nur um Bewegungs- und Kampfspiele, sondern auch um eine weitgehende Nachahmung der Handlungen von anderen in ihrer Nähe befindlichen Tieren oder des Menschen. Viele der Dressurerfolge bei den Affen beruhen auf deren Nachahmungstrieb, der sie veranlaßt, alle möglichen menschlichen Bewegungen und Handlungen nachzumachen.

So können wir denn das Spielen als einen Instinkt des Tieres betrachten, der sie dazu treibt, Bewegungen auszuführen, die sie in ihrem späteren Leben mit großer Gewandtheit und Präzision ausführen müssen. Dieser Instinkt gibt ihnen die Gelegenheit, die nötigen Erfahrungen zu sammeln und sich so zu vervollkommnen. Er reiht sich damit den übrigen Instinkten, die wir bei jungen Tieren kennen gelernt haben, an, und genau so wie manche jener anderen Instinkte wird er von den brutpflegenden Eltern in die richtigen Bahnen geleitet. Wir dürfen in den erwähnten Fällen mit vollem Recht von einer Erziehung der Jungen sprechen und in ihr die höchste, ja schon eine vergeistigte Form der Brutpflege erblicken.

Die Brutpflege hat uns höchste körperliche und psychische Leistungen kennen gelehrt, ähnlich wie früher die Erscheinungen des Geschlechtslebens. Wie dort aber sehen wir die Vorgänge, die uns so räthselhaft und oft seltsam menschlich erscheinen können, an körperliche Zustände gebunden. Der Fisch, welcher über die Brutzeit hinaus ist, vergreift sich an seinen eigenen Eiern, seiner Brut. Eine erschöpfte und „gealterte" Osmia öffnete nach **Fabre** die vorher so sorgsam gebauten und gefüllten Zellen wieder, um sie zum eigenen Vorteil zu plündern. Nagetiere und vor allem Raubtiere, ja selbst Affen fressen in den ersten Stunden oder Tagen nach der Geburt oft ihre Jungen auf, vor allem in der Gefangenschaft. Sie tun es besonders regelmäßig mit gestorbenen Jungen, wie sie denn auch die Nachgeburt

auffressen; aus letzterer Gewohnheit mögen jene Verirrungen des Instinktes sich erklären lassen. Auch bei den höchststehenden Vögeln und Säugetieren erlischt die Erinnerung an die Zusammengehörigkeit von Eltern und Nachkommen gegenseitig bald nach dem Aufhören der eigentlichen Brutpflege und Erziehung. Sie erhält sich in modifizierter Form nur bei den geselligen und sozialen Tieren, die wir im nächsten Kapitel behandeln.

12. Brutparasitismus.

Gerade bei denjenigen Tiergruppen, bei denen die größte Sorgfalt auf die Versorgung der Nachkommenschaft verwendet wird, gibt es Arten, welche die Arbeit, die von anderen geleistet worden ist, sich — man möchte sagen — unrechtmäßigerweise für ihre eigenen Nachkommen zunutze machen. Derartiger Brutparasitismus kommt bei Insekten und bei Vögeln vor.

Bei den Insekten sind die Opfer der Brutparasiten vor allem jene Formen, von denen wir früher erfahren haben, daß sie zum Teil in sehr komplizierter Weise für die Nahrung ihrer Larven sorgen. Der Nahrungsvorrat für die Larven der Gallwespen z. B. besteht, wie wir gesehen haben, aus dem durch einen krankhaften Reiz erzeugten Gewebe der Gallen. In die sich entwickelnden Gallen bestimmter Gallwespenarten legen nun andere Gallwespen ihre Eier hinein, welche dort auf Kosten der rechtmäßigen Besitzerin der Galle leben und heranwachsen.

Noch auffallender ist der Brutparasitismus bei denjenigen Bienen und Wespen, welche unter einem großen Arbeitsaufwand Nahrungsvorräte für ihre Nachkommen einsammeln und in ihren Bauten aufspeichern. Diese Insekten werden von einer großen Anzahl anderer Insektenarten heimgesucht, die zum großen Teil mit ihnen nahe verwandt sind. Man kann bei manchen dieser Formen Beobachtungen machen, welche uns zeigen, wie nahe sich der Brutparasitismus mit einer Art von Räuberhandwerk berührt. Wir haben schon früher erwähnt, daß manche Raubwespen und solitären Bienen mit Vorliebe, statt eigene Bauten auszugraben, die verlassenen Bauten anderer Arten benützen. Nun gibt es gewisse Formen, welche sich nicht mit dem Aufsuchen verlassener Bauten begnügen, sondern andere Tiere aus ihren Bauten vertreiben, um sich deren Arbeit anzueignen. So hat man gewisse Raubwespen, z. B. Arten aus der Gattung Cerceris, dabei beobachtet, wie sie Bienen der Gattung Trachusa aus ihren Bauten verjagten und diese für ihre Zwecke benützten, indem sie Rüsselkäfer für ihre Larven eintrugen. Andere Raubwespen stehlen sich gegenseitig ihre Beute weg. So sind Arten von Oxybelus und Bembex dabei betroffen worden, wie sie anderen Arten ihrer Gattungen gewaltsam ihre Beute wegnahmen. Die Pompilus-Arten, von denen wir früher gehört haben, daß sie die von ihnen erbeuteten Opfer, meistens Spinnen, über eine Pflanze hängen, während sie eine Höhle graben, werden oft von ihren eigenen Gattungsgenossen bestohlen; ja man hat sogar beobachtet, daß gewisse Individuen bestimmter Arten ihre eigenen Artgenossen beraubten. So ist dies z. B. durch Adlerz bei Pompilus viaticus festgestellt worden. Überhaupt können wir vielfach bemerken, daß die verschiedenen Individuen einer brutpflegenden Insektenart mit verschiedener Sorgfalt ihre Pflichten gegen ihre Nachkommenschaft erfüllen. Beim Bauen und beim Sammeln der Nahrung sind die verschiedenen Individuen verschieden gewissenhaft. Von solchen Exemplaren, welche, statt selbst auf die Jagd zu gehen, ihren Artgenossen die schon gelähmte Insektenbeute wegnehmen, ist nur ein kleiner Schritt zum eigentlichen Brutparasitismus. So gibt es eine Anzahl von Pompilus-Arten, z. B. P. pectinipes und aculeatus, welche die Höhlen anderer Angehörigen



Abb. 559. Psithyrus rupestris Fabr., Schmarotzerhummel. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

der Gattung Pompilus öffnen, die Eier der rechtmäßigen Besitzer, welche dort auf der Beute niedergelegt sind, auffressen und statt dessen ihre eigenen Eier dort unterbringen. Nach Adlerz sind die Angehörigen der Gattung Ceropales sämtlich Brutparasiten bei Pompilus-Arten; die Angehörigen der Gattung Nysson schädigen auf die gleiche Weise die Gorytes-Arten. Während die Ceropales-Arten, indessen der Pompilus seine Höhle gräbt, an der im Freien aufgehängten Beute heimlich ihr Ei ablegen, warten die Nysson-Arten am Eingang der Höhlen von Gorytes, um in sie einzudringen, wenn jene abwesend sind. Wenn sie ihr Ei abgelegt haben, verschließen sie die Höhle auf das sorgfältigste. Es ist eine leicht zu beobachtende Tatsache, daß die Raubwespen vor solchen Brutparasiten sehr auf ihrer Hut sind. Viele der eigentümlichen Gewohnheiten der ersteren sind auf Vorsichtsmaßregeln gegen die Brutparasiten zurückzuführen, so z. B. das Aufhängen der Beute über Pflanzenteilen, die sorgfältige Untersuchung des Baues vor dem Eintragen und der jedesmalige Verschluß desselben während eines Jagdausfluges.

Wir haben auch von den solitären Bienen gehört, daß sie gern fremde Wohnungen benützen. Auch bei ihnen kommt es, so z. B. bei Mauerbienen, zu einem Kampf, dessen Ausgang verschieden sein kann, zwischen rechtmäßigem Besitzer und Eindringling. Das Stehlen von Nahrungsmaterial und Baustoffen spielt bei solitären und sozialen Bienen eine große Rolle. Die Bienen der Art Trachusa serratulae, also Verwandte der Formen, die wir vorhin als Opfer von Raubwespen kennen lernten, bringen in die Höhlen ihrer Nachbarn und Artgenossen, um diesen das mühsam auf Kiefernzweigen zusammengesuchte Harz, das sie als Baumaterial verwenden, wegzunehmen. Die sozialen Meliponen hat man dabei beobachtet, wie sie einander die Harzklumpen (Propolis) direkt von den Hinterbeinen, auf denen sie transportiert werden, wegraubten. Von den Honigbienen ist bekannt, daß nicht nur einzelne Individuen, sondern manchmal ganze Stöcke zu Raubbienen werden, welche, statt Vorräte selbst einzusammeln, solche in den Stöcken anderer Bienen stehlen.

Auch echte Brutschmarotzer gibt es unter den solitären Bienen. So ist schon die Gattung Sphecodes, die wir früher als eine sehr ursprüngliche Bienenform kennen gelernt haben, im Verdacht, eventuell gelegentlich bei Halictus-Arten zu parasitieren. Eine ganze Reihe von solitären Bienen ist aber zu ganz ausgesprochenen Schmarotzern geworden. So schmarotzen viele Arten von Stelis bei Anthidium-Arten, Coelioxys bei Megachile, Melecta bei Anthophora, Psithyrus bei Bombus. Diese verschiedenen Schmarotzerbienen verhalten sich ihren Opfern gegenüber ganz verschieden. So legt die Schmarotzerbiene Stelis minuta ihr Ei früher als ihr Wirt auf das noch unvollendete Futterpaket, so daß es von den später herangebrachten Futtermassen bedeckt wird. Ihre Larve kriecht auch früher aus als diejenige von Osmia leucomelaena, bei der sie wohnt. Beide fressen an der gleichen Futtermasse bis sie zusammentreffen, dann tötet nach einem Kampf die größere Schmarotzerlarve durch einen Biß in das Gehirnganglion die rechtmäßige Inhaberin des Baues und verzehrt sie. Bei anderen Schmarotzerbienen kommt es nicht zu einem Kampf,



Abb. 560. Chrysis ignita L., Goldwespe. Vergr. 3mal. Orig. nach der Natur.

da die Larve derselben sich so früh entwickelt, daß sie noch das Ei ihres Wirtes wegfrißt. Bemerkenswert ist die große Ähnlichkeit, welche oft Schmarotzerbienen mit ihren Wirten haben. Das auffallendste Beispiel hierfür bieten die Schmarotzerhummeln aus der Gattung Psithyrus (Abb. 559), welche fast genau so aussehen wie die Hummeln, bei denen sie schmarotzen. Aber wie allen Schmarotzerbienen fehlen ihnen die ihren Wirten eigentümlichen Sammelapparate an den Beinen. Sie zeigen auch keine Spur der den echten Hummeln eigentümlichen sozialen Instinkte. Wie die Männchen der Hummeln treiben sie sich an Blüten umher, bis die Begattungszeit vorüber ist, nach der sie bald sterben. Auch sonst stehen sie auf einer relativ niedrigeren Stufe als die Hummeln; denn, wie von Alten nachgewiesen hat, ist bei den Weibchen der Schmarotzerbienen das Gehirn geringer ausgebildet als bei ihren Wirten, und zwar zeigt sich die niedrige Entwicklung vor allem an den in Bd. I auf S. 721 als Sitz der höheren psychischen Fähigkeiten bei den Insekten besprochenen pilzhutförmigen Körpern. Diese sind nämlich klein, während sie entsprechend den höheren Leistungen bei den sammelnden Bienen sehr gut entwickelt sind. Die Zentren für Geruchs- und Gesichtssinn dagegen sind normal ausgebildet. Bei den Männchen ist das Gehirn auf derselben relativ niederen Entwicklungsstufe wie bei den Männchen der sammelnden Bienen, die ja auch keine höheren Leistungen zu verzeichnen haben. Die Ähnlichkeit der Schmarotzerbienen mit ihren Wirten ist offenbar in den meisten Fällen darauf zurückzuführen, daß sie von ihren Wirten oder nahen Verwandten derselben abstammen. Sie sind als Formen zu betrachten, welche die mühevollen Sitten des Nahrungssammelns sich abgewöhnt haben und dementsprechend degeneriert sind.

Wir werden in dem nächsten Kapitel noch kompliziertere Formen des Brutparasitismus bei gewissen Bewohnern der Ameisen- und Termitenstaaten zu besprechen haben. Hier wollen wir noch auf eine Gruppe von Brutparasiten aus der Ordnung der Hymenopteren hinweisen, welche bei ganz verschiedenen Wirten vorkommen. Es sind dies die durch den prachtvollen Goldglanz und bunten Schiller ihrer Körperpanzerung ausgezeichneten Goldwespen (Chrysididae) (Abb. 560). Es gibt Arten der Gattung Chrysis, welche ihre Eier bei Raubwespen, bei Faltenwespen und bei Bienen ablegen. Je nach den Wirten ist die Ernährungsweise der Larven eine verschiedene, ja es scheint sogar, daß die gleiche Art bei Wirten aus verschiedenen Gruppen schmarotzen und sich somit auf verschiedene Weise, bald von pflanzlicher, bald von tierischer Kost ernähren kann. Wenn die Goldwespen auch noch zum Teil einen Giftstachel besitzen, mit dem sie sehr empfindlich stechen können, so ist doch bei der Mehrzahl der Arten derselbe zu einer langen Legeröhre umgebildet. Aber auch diese können empfindlich stechen, wie ich mehr wie einmal an mir selbst erfahren habe. Manche Chrysis-Larven, so z. B. diejenige von Ch. ignita, fressen, ähnlich wie die brutparasitischen Raubwespen zuerst das Ei und dann den Nahrungsvorrat, den der Wirt, eine Faltenwespe, eingetragen hatte. Andere Chrysis-Arten legen Eier, die sich sehr langsam entwickeln; sie finden beim Heranwachsen die schon mit ihrem Futtervorrat gemästete Wirtslarve, von der sie sich allein ernähren. Wie wir das früher von den schmarotzenden Raubwespen gehört haben, so gibt es auch Goldwespen, welche die Höhlen ihrer Opfer öffnen und ihre Eier an die manchmal schon verpuppten oder in der Verpuppung begriffenen Larven derselben legen. So gräbt Chrysis viridula sich in das Nest der Wespe Hoplomerus spinipes mühsam ein, beißt auch noch ein Loch in den Kokon, in welchem die Larve sich schon eingesponnen hat, und befördert mit Hilfe ihrer langen Legeröhre ihr Ei hinein.

Es sind aber nicht nur Hymenopteren, also nahe Verwandte der so sorgfältig bauenden und futtersammelnden Bienen und Wespen, welche bei letzteren schmarotzen, sondern wir finden als Brutparasiten bei ihnen auch Vertreter anderer Insektenordnungen, von denen

wir besonders Fliegen und Käfer hervorheben. Wir haben S. 584 die sorgfältig gemauerten, steinharten Zellen der Mauerbiene (Chalicodoma) beschrieben. Trotz der scheinbar absolut sicheren Versorgung der Brut kommen auch in diesen Nestern Brutparasiten vor, und zwar sind es die Larven einer zu den Hummelfliegen (Bombylidae) gehörigen Schmarotzerfliege: Anthrax trifasciata. Dieselbe legt ihre Eier auf der Außenseite des Nestes ab. Aus dem Ei entwickelt sich eine sehr bewegliche, nur 1 mm lange, ganz dünne Larve, welche oft wochenlang, ohne Nahrung aufzunehmen, nach einem Spalt in der Nestwand sucht, durch den sie eindringt, um sich an die Bienenlarve zu machen. Bei dieser angelangt, erfährt sie eine Umwandlung in eine plumpe, weiße, kaum bewegliche Made, welche die kurz vor der Verpuppung stehende Larve der Mauerbiene in einer ganz eigentümlichen Weise — wie Fabre meint, auf osmotischem Weg — aussaugt. Die aus dieser Made hervorgehende Puppe ist beweglich und mit besonderen Anpassungen ausgestattet, die es ihr ermöglichen, durch die Wand ihres Mörtelgefängnisses durchzubrechen. Sie hat einen sehr harten Chitinpanzer, der Kopf ist mit 6 festen Stacheln versehen, welche als Bohrer die Mörtelwand angreifen. Die Abdominalsegmente sind mit starren Borsten und Stacheln, die nach hinten gerichtet sind, versehen, so daß das wühlende Tier, wie wir das früher von ähnlich lebenden Formen beschrieben haben, nicht zurückgleiten kann. So arbeitet sie sich langsam durch die harte Wand hindurch, dem Licht entgegen. Ist die Puppe an der Oberfläche des Nestes angelangt und hat in dieselbe ein rundes Fenster gebohrt, so streckt sie Kopf und Thorax hervor, auf dem Rücken platzt die Puppenhülle in einem kreuzförmigen Schlitz, aus welchem die Fliege hervordringt. Auch andere Bombyliden schmarotzen bei Bienen. So erinnere ich mich in Mexiko in einem Hohlweg an einer großen Kolonie einer Anthophora-Art Dutzende von Exemplaren einer Anthrax ähnlichen Fliege vor den Löchern lauernd gesehen zu haben. Andere Brutparasiten aus der Ordnung der Dipteren sind die Volucella-Arten, jene Schwebfliegen, welche wir wegen ihrer Ähnlichkeit mit den Hymenopterenarten, bei denen sie hausen, früher schon erwähnt haben (S. 397). So kommt die Volucella bombylans L. in zwei Varietäten bei Bombus-Arten, V. inanis L. bei Vespa crabro vor.

Noch merkwürdiger als die Metamorphose von Anthrax sind die Umwandlungen einiger Käferformen, welche im Larvenzustand bei verschiedenen Bienen schmarotzen. So leben bei unseren Honigbienen und bei solitären Bienen die schönen, auffallenden Käfer, welche man als Bienenwölfe bezeichnet (Trichodes apiarius L.), bei Anthophora Colletes u. a. findet man die Larve von Sitaris, und bei denselben Bienen kommen auch die Larven des Ölkäfers (Meloë) vor. Es sind dies alles Käfer, welche sich weder durch große Flinkheit noch durch einen harten Panzer auszeichnen. Es würde also für sie ein vergebliches Beginnen sein, in die Bauten der wehrhaften Bienen einzudringen. So ist denn ein anderer sehr komplizierter Weg eingeschlagen, um die Larven an den Ort ihrer Bestimmung zu bringen. Die Instinkte, welche zur Erreichung dieses Zweckes zur Entfaltung kommen, gehören zu den merkwürdigsten im Tierreich.

Sitaris humeralis Fabr. ist ein südeuropäischer Käfer, den man an den Nistplätzen von Anthophora parietina oft in Mengen umherkriechen sehen kann. Der Nestbau dieser Biene ist auf S. 706 beschrieben. Die Zellen desselben enthalten halbflüssigen Nektar, auf welchem das Ei der Biene schwimmt. In vielen Zellen findet man nun auf dem Ei eine junge Sitaris-Larve. Diese ist auf eine ganz eigenartige Weise in die wohlverschlossene Zelle hineingelangt; das Weibchen von Sitaris legt im August und September eine große Menge, oft über 2000 Eier. Von dieser großen Zahl von Eiern sind, wie gewöhnlich bei sehr fruchtbaren Tieren, nur ganz wenige dazu bestimmt, ein fertiges Tier zu liefern. Für die normale Ent-

wicklung der Brut hat die Mutter dadurch gesorgt, daß sie die Eier in den Eingangstunnel des Anthophora-Baues niederlegte; sonst kümmert sie sich um dieselben nicht mehr. Nach etwa einem Monat kriechen aus den Eiern schwarze Larven von etwa 1 mm Länge aus, welche durch scharfe Mandibel, hackenförmige Dornen an den Beinen und gebogene Fortsätze am Ende des Hinterleibes ausgezeichnet sind (Abb. 561). Diese Larven können den ganzen Winter, da wo sie ausgekrochen sind, liegen bleiben, ohne sich zu verändern und ohne zu wachsen; denn sie nehmen keine Nahrung zu sich. Das Sitaris-Weibchen hat vorsorglich seine Eier in einem Anthophora-Bau niedergelegt, in welchem sich Larven der Biene in der Entwicklung befanden. Etwa sieben Monate nach der Eiablage des Sitaris-Weibchen kriechen diese aus ihrer Puppenhülle aus. Wir haben früher schon von der Proterandrie der solitären Bienen gesprochen, d. h. von der Tatsache, daß bei ihnen die Männchen vor den Weibchen erscheinen. An solche Männchen der Anthophora klammern sich nun die Sitaris-Larven an, was ihnen sehr durch die für die Blumenbienen charakteristischen Haarbüschel erleichtert wird. Auch während dieses Aufenthaltes auf dem Körper der Bienenmännchen nehmen die Larven keine Nahrung zu sich. Sie warten auf den Moment, in welchem die Weibchen ausgekrochen sind und von den Männchen zur Paarung aufgesucht werden. Während derselben kriechen sie rasch auf den Körper des Weibchens hinüber und verweilen hier während dessen ganzer Bau- und Sammeltätigkeit. Erst im Moment, in welchem das Ei auf den Honigvorrat niedergelegt wird, gleitet eine der Larven auf dasselbe hinab. Nur eine Larve hat auf dem Ei Platz, es ist das Schiff für den Schmarotzer, der sonst im Honig ertrinken würde. Der Eindringling macht sich aber bald daran, das Ei zu verzehren, nachdem er dessen Haut mit seinen scharfen Mandibeln aufgeschlitzt hat. Nun erfährt die Sitaris-Larve eine merkwürdige Umwandlung, sie wird dick, bekommt eine weiße Farbe, einen flachen Rücken, einen gewölbten Bauch und schwimmt auf dem Nektar, den sie auffrißt, worauf sie sich verpuppt, um, nachdem sie zwei verschiedene Puppenstadien durchgemacht hat, als fertiger Käfer auszukriechen (Abb. 562).



Abb. 561. Erste Larve von Sitaris humeralis Fabr. von der Bauchseite. Vergr. 75 mal. Orig. nach der Natur.

Eine ähnliche Entwicklung haben die Larven der Ölkäfer oder Maiwürmer, jener merkwürdigen Formen aus der Gattung Meloë (Meloë proscarabaeus L. und M. majalis L., beide bei der Honigbiene und anderen Apiden), von denen wir früher schon erfahren haben (S. 366), daß sie zu Verteidigungszwecken Blut aus den Gelenkhäuten ihrer Beine austreten lassen. Auch diese Käfergattung produziert Tausende von Eiern, nach Newports Zählung allein bei der ersten Ablage in einem Fall 4218 Stück. Das Weibchen legt dieselben bei uns im Mai im Boden, in etwa 6 cm tiefe Löcher, die es sorgfältig mit Sand wieder verscharrt, an solchen Stellen ab, wo Pflanzen wachsen, deren Blüten von

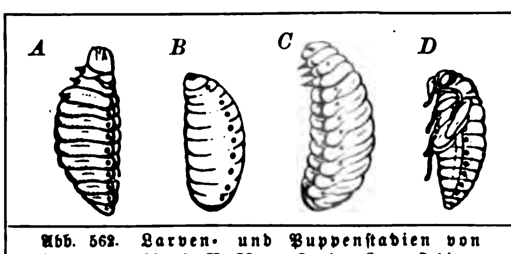


Abb. 562. Larven- und Puppenstadien von Sitaris colletis V.-M. *A* Zweites Larvenstadium, *B* Pseudopuppe, *C* drittes Larvenstadium, *D* definitive Puppe. Nach Valery-Mayet.



Abb. 563. Erste Larve von Meloë, vom Rücken. Vergr. 75 mal. Orig. nach der Natur.

Bienen besucht werden. Fabre beobachtete sie in großen Massen in der Nähe einer Kolonie von Anthophora parietina L., in deren Nachbarschaft die Mütter also die Eier abgelegt haben mußten. Die im Juni auskriechenden Larven von Meloë sind ebenfalls mit Beinen versehene schlanke Geschöpfe (Abb. 563). Sie bleiben aber nicht unbeweglich am Boden sitzen wie die Sitaris-Larven, sondern kriechen auf die Blüten vor allem von Kompositen, wo sie auf den Besuch der Bienen warten. Wenn solche ankommen, so klammern auch sie sich an deren Haarkleid an und lassen sich in das Nest transportieren. Viele erreichen das Ziel nicht, denn ihr Instinkt veranlaßt sie, sich an jedes behaarte Insekt anzuklammern. Sie unterscheiden nicht, ob es eine Fliege, ein Käfer, eine Biene oder ein Schmetterling ist; nur wenn sie ein Bienen- z. B. Anthophora-Weibchen zufällig bestiegen haben, geraten sie an die Stelle, wo sie sich ernähren und normal entwickeln können, was ganz in ähnlicher Weise vor sich geht wie bei Sitaris, indem auch sie zuerst das Ei auffressen und sich dann in eine madenähnliche Larve umwandeln, die den Honig frißt. Nach Fabre gelangen sie aber auch dann zur richtigen Entwicklung, wenn sie an einen Brutschmarotzer, wie Melecta oder Coelioxys, geraten. Der trägt sie ins Nest der Anthophora, wo sie sich gleich auf das eingeschmuggelte Ei niederlassen. Es geht also die gesammelte Larvennahrung durch die Hände von drei Herrn und fällt dem schwächsten der drei zu: Brutparasitismus auf Brutparasitismus Bei der Ölkäferlarve ist der gegenüber der Sitaris-Larve weniger vollkommene Instinkt der Eiablage ersetzt durch die enorme Fruchtbarkeit der Mutter. Es wird eine größe Anzahl von Larven „riskiert".

Nicht weniger merkwürdig sind die Lebensgewohnheiten derjenigen Vögel, welche Brutparasitismus treiben. Das bekannteste Beispiel für diese hinterlistige Form der Brutpflege ist unser einheimischer Kuckuck. Bekanntlich legt derselbe seine Eier in die Nester fremder Vögel, wo sie der Sorge von fremden Eltern anvertraut bleiben, welch letztere mit einem wohlentwickelten Brutpflegeinstinkt ausgestattet sind. Fast stets wählt unser Kuckuck (Cuculus canorus L.) zur Unterbringung seiner Eier die Nester von Sperlingsvögeln, und zwar von relativ kleinen Formen. Meistens sind es die Nester von Rotkehlchen, Finken, Bachstelzen, Grasmücken, Drosseln und rotrückigen Würgern. Der Instinkt, welcher den Vogel dabei leitet, ist aber nicht untrüglich; denn es ist beobachtet worden, daß unser Kuckuck seine Eier selbst in die Nester von Eiderenten und Haubentauchern unterbrachte. Hier müssen natürlich die Jungen zugrunde gehen, da sie keine geeignete Pflege erfahren. Neuerdings ist für australische Kuckucke durch Mattingley nachgewiesen worden, daß sie sehr häufig ihre Eier in ganz ungeeignete Nester legen, also in die Nester von Nestflüchtern oder in solche, deren Erbauer ihre Jungen mit Pflanzenteilen oder anderen für den Kuckuck

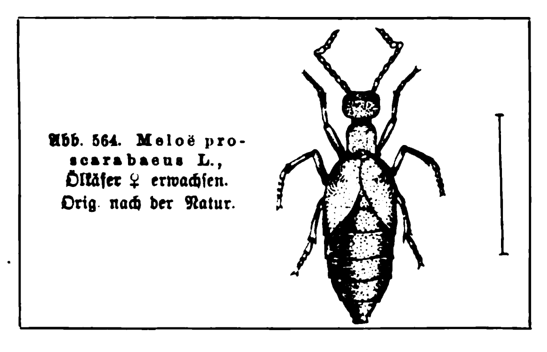


Abb. 564. Meloë proscarabaeus L., Ölkäfer ♀ erwachsen. Orig. nach der Natur.

ungeeigneten Nahrungsmitteln füttern, so daß seine Jungen verhungerten. Auch in zu kleine Nester legten sie die Eier oder in solche, in denen schon Eier der eigenen Spezies untergebracht waren. Hier ist also noch kein sicherer Instinkt entwickelt, und der Zufall hat viel zu entscheiden. Bei Singvögeln ist aber unser Kuckuck immer richtig untergebracht, da, wie wir gehört haben, selbst Körnerfresser ihre Jungen mit Insekten füttern. Bis jetzt sind 84 Vogelarten nachgewiesen worden, in deren Nestern man Eier unseres Kuckucks gefunden hat. Der Kuckuck legt oft sein Ei am Boden ab und trägt es dann im Schnabel in das Nest des Opfers.



Abb. 565. Rotkehlchennest mit Kuckucksei. Verkl. 1/2. Orig.-Photographie nach Exemplar der Münchner Zoologischen Sammlung.

Es ist verständlich, daß auch bei einem Vogel diese Art der Unterbringung der Eier ein großes Risiko mit sich bringt. Diesem wird dadurch begegnet, daß die Kuckucke für Vögel eine auffallend große Zahl von Eiern produzieren. Die Eier sind nicht, wie sonst bei vielen Vogelarten, in ihrer Färbung konstant, sondern zeigen einen hohen Grad von Variation, indem sie den Eiern so ziemlich all der Arten gleichen können, in deren Nester sie abgelegt werden. Allerdings die Eier des gleichen Weibchens sind immer gleich gefärbt, so daß Newton die Theorie aufstellte, es sei die Art Cuculus canorus in Varietäten geteilt, die sich durch Eifarbe und den Instinkt, die Eier in bestimmte Nester zu legen, unterschieden, also Rotkehlchenkuckucke, Bachstelzen-, Wiesenpieper-, Grasmücken-, Rohrsängerkuckucke usw.

Das Kuckucksei wird ungefähr in derselben Zeit ausgebrütet wie diejenigen des Nestinhabers, obwohl es größer ist; es entwickelt sich also sehr rasch. Schon ungefähr eine Stunde nach dem Ausschlüpfen beginnt ein grausamer Instinkt bei dem Eindringling sich bemerkbar zu machen. Obwohl er ein blinder und nackter Nesthocker ist, macht er sich alsbald daran, durch Bewegungen seines Hinterteils seine Stiefbrüder aus dem Nest herauszuwerfen. Er stemmt sich auf seinen Schnabel, breitet seine Beine weit auseinander, schiebt seinen Rücken unter einen der kleinen Nestlinge und klimmt so ruckweise zum Rande des Nestes empor, von wo er sein Opfer herabschleudert, das außerhalb des Nestes schnell zugrunde geht. Sobald er alle draußen hat, läßt er sich auf den Boden des Nestes nieder und nimmt die ganzen für vier oder fünf Nachkommen berechneten Kräfte seiner Pflegeeltern in Anspruch, welche mit nieversagendem Brutpflegeinstinkt ihr Bestes tun, um seinen unersättlichen Appetit zu stillen.

Kuckucke gibt es in den meisten Teilen der Welt, und in den Tropen haben einige andere Vogelfamilien ähnliche Gewohnheiten wie sie. Manche davon weichen in ihren Gepflogenheiten in interessanter Weise von unserem Kuckuck ab. Ein Kuckuck der Mittelmeerländer z. B., der große gefleckte Kuckuck (Coccystes glandarius), legt in Spanien seine Eier

in das Nest der Elster, in Ägypten zur Nebelkrähe und sonstwo zu anderen Rabenvögeln. In jedes Nest legt er mindestens zwei Eier, manchmal sogar vier, und die ausschlüpfenden jungen Kuckucke leben in vollem Frieden mit ihren Stiefgeschwistern. Auch bei diesem Kuckuck haben die Eier eine ganz verblüffende Ähnlichkeit mit denjenigen ihrer Wirte.

Es gibt immerhin einige Kuckucksarten, welche Nester bauen und selbst brüten. Das ist z. B. der Fall bei der Gattung Centropus. Solche Kuckucke bauen aber meist ohne große Sorgfalt. Von einigen Formen ist es auch bekannt, daß sie bald als Nestparasiten sich fortpflanzen, bald eigene Nester bauen. So ist Hierococcyx sparveroides im Himalaya und in Ostasien gewöhnlich ein Nestparasit, während er in Südindien sein Nest baut und selbst brütet.

Die Bedeutung und Entstehung dieser merkwürdigen Instinktabänderung, welche uns so wenig zu den treuen Brutpflegegewohnheiten der übrigen Vögel zu passen scheint, wird am besten durch die Betrachtung einiger anderer Vogelgruppen, die ebenfalls Nestparasiten sind, beleuchtet. So ist es von einer südamerikanischen Art von Sperlingsvögeln (Cassidix oryzivorus) bekannt, daß sie im Gebiet der Amazonasmündung ihre Eier bei einem nahen Verwandten, C. persicus, unterbringt, während sie sich im südlichen Brasilien andere verwandte Formen zu diesem Zweck aussucht.

Ganz besonders lehrreich sind die Verhältnisse bei den sogenannten Kuhvögeln aus der Gattung Molobrus. In dieser Gattung ist nur eine Art, Molobrus badius, normal brütend. Alle anderen Formen treiben eine unglaubliche Verschwendung mit ihren Eiern. Sie legen sie in großer Zahl in fremde leere Nester oder lassen sie irgendwo fallen. Nur einige werden in Brutnester anderer Vögel gelegt, wo die Jungen aufgezogen werden. Der einzige Aufwand von Arbeitsleistung, den sie sich im Interesse ihrer Nachkommenschaft zumuten, besteht darin, daß sie dann und wann in einige der Eier des rechtmäßigen Besitzers solcher Nester, Löcher picken, um deren normale Entwicklung zu verhindern. Kriechen doch einige von diesen aus, so werden sie von dem jungen Kuhvogel totgedrückt, worauf die Leichen von den Pflegeeltern entfernt werden. Ja, der Brutpflegeinstinkt ist bei diesen Kuhvögeln so zerrüttet, daß oft mehrere Weibchen Haufen von Eiern in ein Nest ablegen und nicht selten ihre eigenen Eier statt derjenigen der Pflegeeltern aufpicken.

Unter den Kuckucken der neuen Welt gibt es nun einige Formen, deren Sitten sehr an diejenigen der Kuhvögel erinnern. Es sind dies die sogenannten Ani's, die Angehörigen der Gattungen Guira und Crotophaga. Auch sie legen große Mengen von Eiern, die sie zum Teil regellos fallen lassen, zum Teil aber auch in Nestern unterbringen. Dabei zeigen sie eine merkwürdige Gepflogenheit. Eine ganze Anzahl von Weibchen baut gemeinsam ein großes Nest aus Ästen, welches sie mit Moos und grünen Blättern füttern. Jede der Mütter legt in dies gemeinsame Nest etwa 5 Eier, und zusammen in einem Klumpen bebrüten sie die 20—30 Eier; auch die aus jenen ausschlüpfenden Jungen werden gemeinsam gefüttert. Aber die Nester sind so nachlässig gebaut, daß oft Eier schon während der Ablage herausfallen, und später noch werfen die Mütter bei ihren ungeordneten Bewegungen weitere Eier aus den Nestern heraus. Ja, es wird sogar berichtet, daß sie nicht selten ihre Eier in Lagen zwischen Blättern verpacken und die Ausbrütung der beim Verfaulen der Blätter entstehenden Gärungswärme überlassen, was also ein ähnliches Verfahren wäre, wie wir es früher bei den Großfußhühnern beschrieben haben (vgl. S. 606).

Überlegen wir uns nun, auf welche Weise die merkwürdige Sitte des Nestparasitismus bei den Vögeln entstanden sein kann, so ist kein Zweifel, daß wir für ihn eine andere Grundlage suchen müssen als für jenen, den wir bei den Insekten besprochen haben. Räuberische

Instinkte kommen hier nicht in Betracht. Alle brutparasitischen Vögel sind aber polyandrisch. Jede Lockerung der Ehesitten führt auch zu einer Dekadenz in der Pflege der Nachkommenschaft. Genau wie bei den polyandrischen Kuckucken, bei denen die Zahl der Männchen diejenige der Weibchen bei weitem übersteigt, so finden wir auch bei den polygamen Hühnervögeln eine Schwächung des Brutpflegeinstinktes, der bei den monogamen Vögeln auf der höchsten Höhe steht. Bei den polygamen Vögeln ist kaum jemals das Männchen mit dem Weibchen an der Brutpflege beteiligt, dagegen sehen wir nicht selten mehrere Weibchen das gleiche Nest bebrüten oder ihre Nachkommenschaft in einer gemeinsamen Herde vereinigen. Auch hier ist die Sorgfalt, mit welcher die Brutpflege betrieben wird, schon herabgesetzt. Während die Entenvögel (Schwäne, Gänse, Enten) sonst zu den treuesten monogamen Ehegatten gehören und die Männchen sich bei ihnen meist intensiv an der Brutpflege beteiligen, ist die Türkenente (Cairina moschata L.) ausgesprochen polygam. Bei ihr kümmert sich denn auch das Männchen in keiner Weise um Nisthöhle, Brut und brütendes Weibchen. In anderen Fällen sehen wir umgekehrt das Weibchen sich der Brutpflege entziehen; denn jene Vögel bei denen wir den Vater die Brutpflege übernehmen sahen, Tinamus, Rhynchea u. a. sind alle polygam.

Bei den polyandrischen Kuckucken hätte die Dekadenz der Brutpflegegewohnheiten längst zu einem Aussterben der Arten führen müssen, wenn nicht die große Zahl der von einem Weibchen produzierten Eier die Aussichten für Erhaltung der Nachkommenschaft vermehrt hätte. Dazu kam bei den höchentwickelten Nestparasiten, den echten Kuckucken, die Variabilität in der Färbung der Eier. Diese ermöglichte es den Kuckucksmüttern, ihre Eier bei Vögeln unterzubringen, die selbst möglichst ähnliche Eier ablegten. Daß der Instinkt der Kuckucke sich mit der Zeit gerade nach der Richtung vervollkommnet haben muß, daß sie die Nester mit möglichst ähnlichen Eiern aufsuchen, dafür mag als Beweis dienen, daß der europäische Kuckuck auch in Indien Vögel, die mit europäischen verwandt sind, und deren Eier denen jener ähneln, für die Unterbringung seiner Eier wählt.

7. Kapitel.

E. Gesellschaftsbildung im Tierreich.

1. Massenversammlungen im Tierreich.

Wir haben schon mehrfach große Versammlungen von Individuen einer Tierart besprochen. Ganz verschiedene Ursachen bringen solche zustande. Wir lernten sie kennen im Zusammenhang mit den Fortpflanzungserscheinungen als Brunstversammlungen und in Form von Wanderungen. Letztere waren zum Teil durch Einflüsse der Nahrung bewirkt. Wir haben früher davon gesprochen, daß die festsitzenden Tiere infolge ihrer eigenartigen Vermehrungsweise und geringen Beweglichkeit oft in ungeheuren Mengen am gleichen Ort zu finden sind. Hier müssen wir noch darauf aufmerksam machen, daß gewisse physikalische Ursachen die Ansammlung von zahlreichen Tierindividuen bewirken können.

Der Wind ist z. B. ein Faktor, der die Tiere oft in großen Mengen an einem Ort zusammentreibt. Ganze Flüge von Insekten, z. B. Heuschrecken, Schmetterlinge werden auf das hohe Meer hinausgetrieben und lassen sich da auf Schiffen nieder. Ich habe selbst einmal beobachtet, daß nach anhaltendem Ostwind auf der dänischen Insel Fanö an der Westküste Blattläuse, die auf dem Strandhafer lebten, in solchen Mengen zusammen-

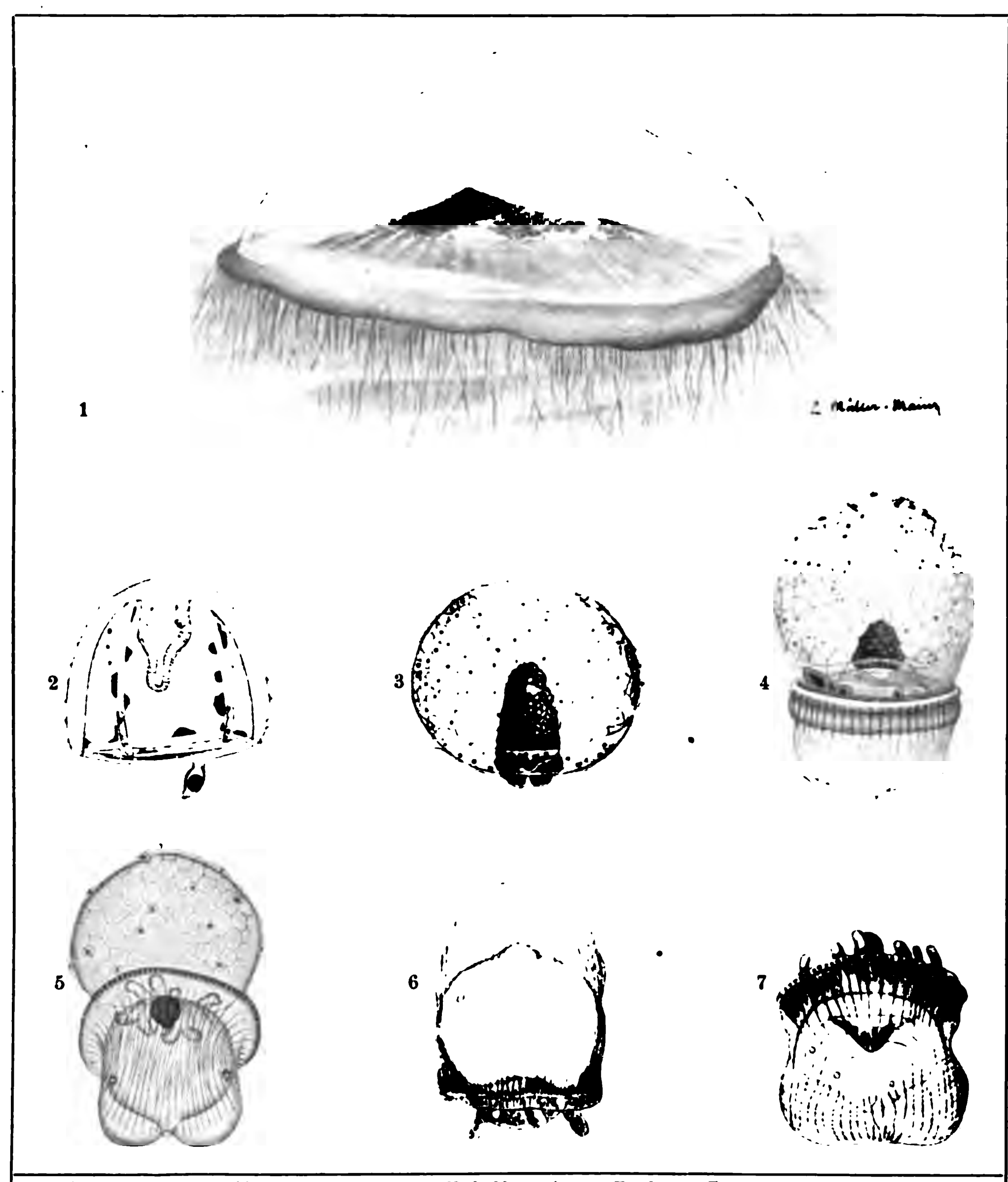


Abb. 566. Ontogenetische Wanderung von Velella spirans Eschz. 1 Erwachsenes, auf der Meeresoberfläche treibendes Tier (Original). 2 Eine der von den Stolonen sich ablösenden und absinkenden Geschlechtsmedusen, Chrysomitren (nach Metschnikoff; das etwas zu kleine Ei ist irrtümlich statt in den Magen in den Tentakel eingezeichnet worden). 3, 4 Junge, tentakellose und kurz vor der Metamorphose stehende Konarien, bei beiden oben Porus der Planula; aus der Tiefsee (nach Woltereck). 5 Junge, aufsteigende Rataria (nach Chun). 6, 7 Ältere, aufgetauchte Ratarien (Original). (Die einzelnen Figuren nicht im richtigen Größenverhältnis dargestellt.)
Aus Steuer, Planktonkunde.

geweht wurden, daß man sie eimerweise aufschaufeln konnte. Auch im Meer treibt der Wind die Oberflächentiere oft zu riesigen Scharen zusammen. So kann, wenn der Wind längere Zeit in einer Richtung geweht hat, die Siphonophore Vellela oder jene andere Staatsqualle, welche man mit dem Namen der spanischen Galeere bezeichnet (Physalia), zu vielen Millionen zusammengetrieben, auch an den Strand geworfen werden, wo durch die verwesenden Leichen die Luft verpestet wird.

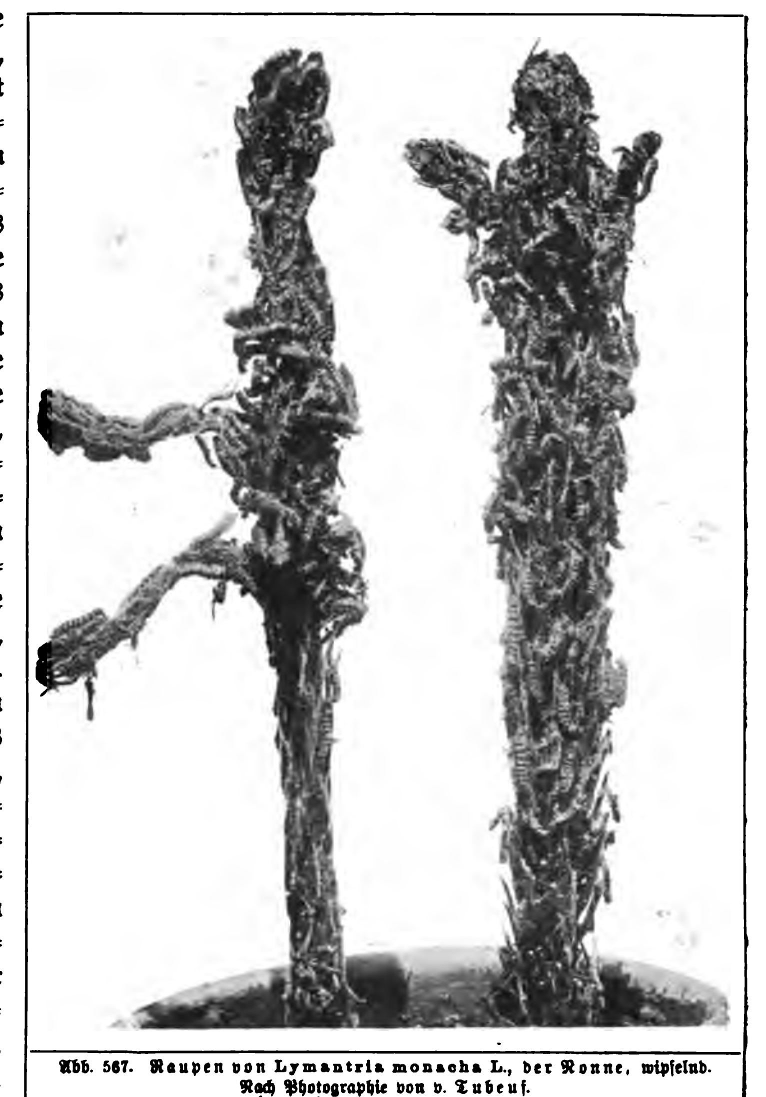


Abb. 567. Raupen von Lymantria monacha L., der Nonne, wipfelnd. Nach Photographie von v. Tubeuf.

Viele Meerestiere trifft man scharenweise, und da die Scharen oft aus gleichalten Individuen bestehen, wird man unwillkürlich zu der Annahme geführt, daß es sich um gesellige Tiere handle. Es wäre dies aber in den meisten Fällen eine falsche Annahme; die niederen Tiere, an welche ich hier zunächst denke, treten zu ihren Artgenossen in keinerlei Beziehungen, die man als einen Ausdruck von Geselligkeit betrachten könnte (vgl. jedoch manche Fische, z. B. Hering S. 687). Auch hier bei den Scharen von Wirbellosen sind es physikalische Ursachen, welche die Zusammendrängung zahlreicher Individuen bedingen, allerdings in Kombination mit entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen. Wir wissen durch die Untersuchungen von Woltereck, daß z. B. die vorhin schon erwähnte Velella stets in bestimmten Tiefen des Meeres in bestimmten Entwicklungsstadien gefunden wird. Das erwachsene Tier ist eine Oberflächenform, welche sogar mit einem Teil ihres Körpers über die Oberfläche des Meeres emporragt. Die von sich ablösenden und hinabsinkenden Geschlechtsmedusen abgelegten Eier beginnen in der Tiefe oft von etwa 1000 m ihre Entwicklung. Die einzelnen Stadien werden allmählich leichter, und während das Tier heranwächst, steigt es zur Oberfläche empor. Ähnlich wird es wohl bedingt sein, wenn wir bei vielen pelagischen Tieren gleichaltrige Stadien in der Regel im gleichen Horizont des Meeres antreffen. Das gilt für Medusen, für Echinodermenlarven, für Mollusken, ebenso wie für Crustaceen und Fische. Neuerdings haben, während der Tiefsee-expedition des Michael Sars, Hjort und Murray sehr interessante Erfahrungen über die Verbreitung größerer pelagischer Tiefseetiere gesammelt. Sie haben festgestellt, daß z. B. gewisse Fische und Crustaceen, die früher für sehr selten galten, in großen Mengen in ganz bestimmten Wasserschichten gefunden wurden. So wurde z. B. bei dem Tiefseefisch



Abb. 568. Ansammlung einer brasilianischen Raupenart auf dem Stamm eines Baumes. Mündungsgebiet des Amazonas. Prof. Lor. Müller phot.

Cyclothone signata die Hauptmenge der Individuen in 500 m Tiefe gefangen, Cyclothone microdon dagegen fand sich hauptsächlich in einer Tiefe von 1500 m. Mit diesen Tiefseefischen zusammen leben purpurrote Garnelen, von denen Acanthephyra multispina z. B. auch ihre Hauptverbreitung, wenigstens was die erwachsenen Exemplare anlangt, in 1000—1500 m Tiefe besitzt. Acanthephyra purpurea dagegen kommt in 500—750 m Tiefe vor. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß von allen diesen Formen junge Individuen bzw. Larven in der Nähe der Oberfläche gefunden wurden. Während des Wachstums sinken diese Tiere allmählich in die Tiefe, um sich schließlich in einer Zone anzusammeln, welche die für sie geeignetsten Bedingungen vor allen Dingen in bezug auf Helligkeit darbietet. Ähnliche Gesetzmäßigkeiten mögen auch in der vertikalen Verbreitung der Aallarven zum Ausdruck kommen, von denen wir auch früher S. 522 erfahren haben, daß man sie zu bestimmten Zeiten auf gewissen Entwickungsstadien jeweils in denselben Meerestiefen fangen kann.

Massenhaftes Vorkommen von geeigneter Nahrung kann ebenfalls die Ursache des Massenvorkommens von Tieren der gleichen Art sein. So versammeln sich Meerestiere da, wo viel Plankton entsteht oder durch Meeresströmungen zusammengetrieben wird. Die größeren Planktontiere folgen den Anhäufungen der kleinen, jenen wieder ihre Verfolger, wie Cephalopoden und Fische. Wo Heringe, Sardinen und Sprotten sich versammeln, da erscheinen Mengen von räuberischen Fischen, diesen wieder folgen Delphine und Wale, Seehunde und Robben und die Fülle der Seevögel. Die Tiermassen des Meeres dienen ihnen wie eine Weide; ihr ziehen sie vielfach wandernd nach. So unternehmen Pinnipedier und Wale große Wanderungen, welche die letzteren im Sommer nach dem hohen Norden,

im Winter bis weit ins Tropengebiet gelangen lassen. Bei all diesen Massenansammlungen von Tieren fehlt aber jegliche Organisation und jegliches Zusammenwirken der Tiere. Ist die Nahrungsquelle erschöpft, so zerstreuen sie sich eventuell auch wieder, wie das unter ähnlichen Umständen auch gelegentlich in großen Mengen auftretende Landtiere tun: die fäulnisbewohnenden Fliegen und ihre Maden, ebenso Käferarten, Pflanzenschädlinge, welche in großen einheitlichen Kulturen angepflanzte Nutzpflanzen bedrohen, Vogelarten, welche durch solche Insekten angelockt werden.

Daß auch innere Einflüsse zu Massenversammlungen von Tieren führen können, ohne daß mit ihnen ein besonderer Zweck angestrebt wird, zeigt z. B. das Wipfeln der erkrankten Nonnenraupen (Lymantria monacha L.). Wenn diese von der Schlafsucht befallen werden, sammeln sie sich oft in ungeheuren Mengen in den Gipfeln der Fichten und anderer Bäume an, wo sie bald absterben (Abb. 567). Welche Ursachen es sind, welche manche andere Raupen veranlassen, sich in größeren Gesellschaften an einem Ort zu versammeln, ist meist nicht genauer untersucht. Abb. 568 zeigt eine brasilianische Raupenart nach einer von L. Müller am unteren Amazonas aufgenommenen Photographie. Es ist offenbar eine Bombycide. Diese Versammlungen sollen sich nach einigen Tagen wieder auflösen. Vielleicht handelt es sich aber um Vorbereitungen zu gemeinsamer Kokonbildung, wie sie z. B. bei Bombyx radama in Madagaskar vorkommt. Bei dieser Art umschließt die verpuppten Tiere in größerer Anzahl ein großer gemeinsamer Kokonbeutel; die letzteren Erscheinungen leiten uns über oder gehören schon in das Gebiet der Geselligkeitsphänome im Tierreich.

2. Gesellige Tiere.

Schon in dem Kapitel über die Ernährung der Tiere haben wir davon gesprochen, daß manche Tiere die Tendenz haben, allein oder in Paaren zu leben, während andere in größerer Menge nebeneinander zu wohnen lieben. Wir haben gesehen, daß erstere hauptsächlich räuberische Formen sind, welche keine anderen Eindringlinge in ihr Jagdgebiet dulden, während die pflanzenfressenden Tiere zur Geselligkeit neigen. Bei manchen Tieren, so z. B. Wasservögeln, treten zur Brutzeit gesellige Neigungen auf; sie sammeln sich in ungeheuren Mengen auf Brutinseln oder auf den sog. Vogelbergen, um sich nach vollendeter Brut wieder zu zerstreuen. Andere Vögel, wie z. B. Finken und Meisen, leben umgekehrt in der Brutzeit in einzelnen Paaren, während sie nach derselben Scharen bilden, welche auf der Suche nach Futter gemeinsam umherziehen.

Bei vielen niederen und höheren Tieren beruht das gleichzeitige Vorkommen vieler Individuen an einem Ort nur auf der gleichen Abstammung oder auf den äußeren Bedingungen, die im vorigen Abschnitt besprochen wurden. Geselligkeit wird dann nur vorgetäuscht, so z. B. in den Kolonien solitärer Bienen und Wespen, welche oft zu vielen Tausenden eine geeignete Lehm- oder Lößwand mit ihren Nestern besetzen.

Die Brutkolonien der Vögel können bei Uferschwalben, Reihern und Kranichen nach Hunderten von Paaren, bei Salanganen, Pinguinen, Albatrossen, Flamingos, Kormoranen ungezählte Tausende, bei manchen Möven und anderen Seevögeln nach Millionen zählen. In solchen Kolonien bleiben die einzelnen Nester aber stets vollkommen voneinander getrennt, so nahe die Paare auch beieinander brüten mögen. Doch kennen wir einige Vogelformen, bei denen eine gewisse Form von Gemeinschaft uns entgegentritt. Es wird angegeben, daß bei Felsenschwalben (Petrochelidon) (vgl. Abb. 493 S. 601) mehrere Individuen am gleichen Nest arbeiten, doch ist es nicht bekannt, auf welchen Grundlagen



Abb. 569. Nesterkolonie des Siedelwebers (Philhetaerus socius (Lath.)) in Deutsch Südwestafrika.
Nach einer Photographie von Dr. v. Bürkel.

dieser Mutualismus beruht. Bei Dulus dominicus in St. Domingo hat man oft beobachtet, daß die Nester verschiedener Paare, welche dicht nebeneinander bauen, im Verlauf der Bautätigkeit zu einer einheitlichen kugligen Masse vereinigt werden. Etwas ganz Ähnliches konnte ich einmal in München bei unserm gewöhnlichen Sperling beobachten. Es ist wohl zu vermuten, daß die Nester der afrikanischen sozialen Vögel, des Siedelsperlings, eines Webervogels, (Philhetaerus socius Lath.) auch durch allmähliche Vereinigung vieler Nester entstehen. Es ist Näheres darüber nicht bekannt. Wie unsere Abbildung (569) aber zeigt, bildet eine solche Nesterkolonie schließlich ein ungeheures, hausdachähnliches Bauwerk aus Grashalmen und Holzstückchen, das an Bäumen befestigt, weithin sichtbar ist.

Früher haben wir schon (S. 276) erwähnt, daß die großen Reisignester der Seeadler und Sekretäre gewissen Staren, Sperlingen und Seglern Raum zum eigenen Nestbau gewähren, so daß jene schwachen Vögel den Schutz des starken Raubvogels genießen.

Ähnlich wie bei den genannten Vögeln ist auch die Geselligkeit bei manchen Säugetieren zu beurteilen. Meist leben gesellige Säugetiere nebeneinander, weil die Gunst des Untergrundes, der Futterverhältnisse usw. sie an den gleichen Ort der Siedelung zieht. Vielfach ist auch Abstammung von gleichen Eltern und Vorfahren die Veranlassung zum nachbarlichen Beisammenwohnen. Stets ist aber bei geselligen Tieren anzunehmen, daß in ihrer Grundveranlagung ein Zug enthalten ist, welcher das Gemeinsamwohnen erlaubt: solche Tiere müssen verträglich, nicht allzu reizbar und kampfluſtig sein. Wir finden sie auch aus diesem Grund vorwiegend unter den Pflanzenfressern. Gesellige Tiere sind z. B. die Murmeltiere, Bobaks, Präriehunde, Biber, Viscachas — alles Nagetiere. Zwar sehen wir diese Tiere oft nebeneinander leben, ohne sich viel gegenseitig umeinander zu kümmern; aber selbst in diesem Fall können sie von dem Zusammenleben Vorteil haben. Wenn in einer Murmeltierkolonie ein Individuum seinen Warnungspfiff ertönen läßt, so ist durch seine Wachsamkeit die ganze Gesellschaft gewarnt und zieht sich in die Bauten zurück. Ebenso verhalten sich Präriehunde und Viscachas. Dagegen bei den Bibern kommt es schon zu einem organisierten Zusammenwirken der Mitglieder einer Kolonie, oft sogar unter Arbeitsteilung. Durch gemeinsame Arbeit vieler Individuen wird zum Vorteil der ganzen Biberstadt ein



Abb. 570. Auffliegende Pelikane, Mitglieder einer Brutkolonie auf der Pelikaninsel, Florida. (Aus F. M. Chapman, Camps and Cruises of an Ornithologist, Verlag D. Appleton & Co., New York.)

Damm gebaut, indem Baumstämme mit den scharfen Nagezähnen so bearbeitet werden, daß sie ins Wasser stürzen. Zwischen die Äste wird Reisig gebracht, darauf Erde und Rasenstücke gehäuft, so daß ein fester Damm entsteht, der das Wasser staut (vgl. auch S. 614). Der flache Stausee ist der gesicherte Ort, an dem die Biber ihre kegelförmigen Hütten errichten (Abb. 571). Am Damm befestigen sie frische Äste, deren Rinde sie im Winter, wenn Mangel eintritt, abnagen und fressen. Der Viscacha (Lagostomus trichodactylus) ist ebenfalls ein geselliges Nagetier, welches in Argentinien nach Hudson kleine Ansiedlungen von 20—30 Individuen bildet. Eine solche „Viscachera" besteht meist aus 12—15, manchmal auch 20—30 Löchern, die den Ausgang von mehreren Bauten darstellen können. Vielfach führen die Gänge zunächst in große Kammern, von denen erst Gänge entspringen, welche auch die Bauten der einzelnen Individuen miteinander verbinden können. Die Viscachas sind ausgesprochen gesellige Tiere, welche immer die Tendenz haben, einander gegenseitig aufzusuchen. Wenn ein Männchen eine neue Viscachera gründet, schließen sich ihm bald andere Individuen an. Sie säubern in der Umgebung der Ansiedlung den ganzen Grund von Pflanzen, Steinen und anderen Gegenständen, die sie zum Ausgang ihrer Höhlen schleppen, wo sie mit der herausgegrabenen Erde zur Erhöhung des den Eingang umgebenden Hügels dienen. In der Ansiedlung führen die Tiere ein gemeinsames Leben, ein altes Männchen scheint eine gewisse Rolle zu spielen, verläßt immer abends zuerst den Bau, und seine Sicherheit beruhigt die anderen. Laute verschiedener Art dienen als Warnungs- und Lockrufe und sonstwie zur Verständigung. Beziehungen bestehen auch zu den Bewohnern benachbarter Viscacheren; meist liegen solcher

mehrere in engem Umkreis beisammen. Pfade, von den Tieren ausgetreten, verbinden sie untereinander. Die Tiere besuchen sich gegenseitig, ihre weithin hörbaren Schreie warnen und beruhigen die Nachbarn. Ja, wie schon Azara berichtete und Hudson bestätigt hat, graben die Nachbarn die Insassen einer verschütteten oder zugeschaufelten Viscachakolonie wieder aus.

Gesellige Tiere, welche keine feste Behausung besitzen, sondern umherziehen, bilden Schwärme oder Herden. Bei Wirbellosen, abgesehen von den sozialen Insekten, sind es meist nur äußere Ursachen, welche die Tiere in Mengen zusammenführen; eine Ausnahme machen die Instinkte der Begattungs- und Fortpflanzungszeit, deren Wirkungen auf die Wanderungen und Massenversammlungen der Tiere wir früher schon besprochen haben. Bei den Fischen dagegen finden wir nicht nur bei vielen Jungfischen einen später erlöschenden Trieb zur Geselligkeit, sondern viele Formen bleiben das ganze Leben hindurch in Schwärmen vereinigt, welche gemeinsam von einem Weidegrund zum andern ziehen. Das ist z. B. der Fall bei den Heringen, Sprotten, Sardinen und verwandten Formen. Es gilt für viele Friedfische des Süßwassers, so Karpfen, Weißfische, insbesondere die Laube oder Uklei (Alburnus lucidus), auch Renken, während Hechte z. B. ausgesprochen solitäre Tiere sind.

Speziell über die Heringsschwärme verdanken wir Heincke wertvolle Angaben. Ein Heringsschwarm bildet geradezu ein organisches Ganzes. Die Tiere schwimmen gemeinsam, in einer Richtung, wie von einem gemeinsamen Impuls geleitet. Wie die Züge mancher Vögel ist der Schwarm in Keilform angeordnet. Größere und stärkere Individuen pflegen vorauszuschwimmen. Nach Day sollen die Schwärme sich nachts auflösen und jedes Individuum allein schwimmen, was mir darauf zu deuten scheint, daß ihre Erkennungszeichen (vgl. S. 699) optischer Natur sind. Ein Heringsschwarm entsteht an der Laichstelle aus einer größeren Anzahl gleichzeitig aus den Eiern schlüpfender Jungtiere. Dieselben halten infolge des Schutzbedürfnisses zusammen, und die gemeinsame Nahrungssuche hält sie zunächst noch in der Nähe der Laichplätze. Sie bilden als Brutschwarm einen so-



Abb. 571 Biberbauten im angestauten Wasser. Vorn ein Biber beim Baumfällen.



Abb. 572. Vogelberg mit brütenden Lummen. Farneinseln, Küste von Northumberland.
(Aus F. M. Chapman, Camps and Cruises of an Ornithologist, Verlag D. Appleton & Co., New York.)

genannten reinen Schwarm, der aus etwa gleichgroßen Individuen derselben Rasse, derselben Altersstufe, Größe und derselben Reifestufe besteht. Solche sind die Regel; sie stellen nach Heincke sozusagen eine höhere Einheit des Herings dar. Sie erinnern uns an die später bei den höheren Wirbeltieren zu besprechenden Familienherden. Ein reiner Schwarm bleibt zunächst der Heringsschwarm noch, wenn er als Jungschwarm von seinem Geburtsort aufbricht. Er mischt sich dann mehr und mehr mit gleichgroßen Individuen aus der Nachbarschaft. Während des Wachstums der Individuen werden manchmal gemischte Schwärme gebildet, indem sich Individuen verschiedenen Alters und verschiedener Reife mischen oder verschiedene Lokalformen sich zueinander gesellen, zu denen noch Sprotten von annähernd gleicher Größe kommen können. Mischschwärme verdanken ihre Entstehung meist gemeinsamem Nahrungsbedürfnis; so gehen in den Wintermonaten große Schwärme von Heringen und Sprotten von verschiedenem Alter und verschiedener Herkunft in der Kieler Bucht der Kopepodennahrung nach, andere dringen aus der Nordsee in die Elbmündung. Stets ist die Mischung der Formen eine vorübergehende. Zur Laichzeit entsteht wieder als reiner Schwarm der Laichschwarm, der aus gleichgroßen und gleichreifen Individuen der gleichen Rasse besteht, die gemeinsam zum Laichplatz ziehen.

Unter den Amphibien können wir viele Frösche als gesellige Tiere bezeichnen, obwohl bei ihnen meist äußere Ursachen die Vereinigung zahlreicher Individuen am gleichen Ort bedingen. Das gleiche gilt für Reptilien, unter denen wir früher die Echsen der Galapagos-

inseln immerhin als einigermaßen gesellige Formen kennen lernten (S. 35): Amblyrhynchus und den höhlenbauenden Conolophus.

Unter den Vögeln gibt es zahlreiche Arten, welche man immer in Flügen von größerer Individuenzahl beobachtet. Bei manchen ist es schwer zu entscheiden, ob äußere Bedingungen oder Neigung zur Geselligkeit sie zusammenhalten. Oft wird die erzwungene örtliche Vereinigung die Quelle für die Entwicklung geselliger Instinkte gewesen sein. Auch gewisse Fortpflanzungsmethoden können die Geselligkeit fördern, so die Bildung individuenreicher auf Polygamie beruhender Familien. Eine polygame Hühnerart, wie z. B. der Haushahn und seine Verwandten, bildet meist Familienherden, die unter der oft sehr rigoros ausgeübten Herrschaft des alten Männchens steht; nur Weibchen und junge Tiere, Männchen nur, solange sie ganz jung sind, bilden mit ihm eine Gemeinschaft.

Bei den im Herbste gemeinsame Flüge bildenden Finken und Meisen ist eine Interessengemeinschaft unverkennbar: viele Tiere entdecken Nahrungsvorräte leichter als einzelne, und wenn alle Individuen eines solchen Flugs in rastlosem Eifer die Baumstämme des Waldes absuchen, ruft alle paar Minuten der Lockton eines Tieres sämtliche anderen zu einem glücklich entdeckten nahrungsreichen Ort. Nahrungsfragen halten auch die großen Flüge der Geier und Marabus zusammen. Auf der gleichen Basis, zugleich aber bedingt durch den erhöhten Schutz, den die große Zahl darbietet, sind die großen Flüge der Papageien, Krähen und Dohlen begründet. Bei den Krähen geht die soziale Organisation der großen Flüge so weit, daß sie — während die Mehrzahl irgendeine ergiebige Nahrungsquelle plündert,



Abb. 573. Brutkolonie des amerikanischen Flamingos (Phoenicopterus ruber) auf den Bahamasinseln, durch einen Alarm aufgeschreckt.
(Aus F. M. Chapman, Camps and Cruises of an Ornithologist Verlag D. Appleton & Co., New York.)

besondere Individuen als Wachtposten aufgestellt haben, deren Warnungsschrei die ganze Gesellschaft zur Flucht veranlaßt. Auch Vögel, deren Geselligkeit weniger stark ausgeprägt ist, zeigen bei Gefahr das Erwachen von sozialen Neigungen. Wenn man einem Teich, auf dem allerlei Wassergeflügel sich tummelt, etwa mit einem Handnetz naht, so vergessen, wie auch Heinroth hervorhebt, die geängstigten Tiere alle Rangordnung und Gehässigkeit untereinander und sammeln sich zu einem enggedrängten Haufen auf der Wasserfläche.

Die Krähen und Dohlen sind auch ein gutes Beispiel für die eigenartigen sozialen Schlafgewohnheiten mancher Vögel. In alten Städten, in denen viele Dohlen im Gemäuer hausen und brüten, pflegen sie außerhalb der Brutzeit in großen Flügen, ich beobachtete z. B. in Burghausen an der Salzach solche von 200—400 Individuen, in ein benachbartes Gehölz zum Schlaf zu ziehen. Vielfach ist ein bestimmter Waldteil lange Zeit hindurch, oft Jahrzehnte, als ständiger Schlafplatz der Art nachgewiesen worden. In Freiburg im Breisgau kann man jetzt noch allabendlich die Krähen von allen Seiten, von den Bergen, von den Feldern der Ebene dem Mooswald zufliegen sehen, wo sie, wie schon Häcker vor 20 Jahren feststellte, seit altersher schlafen.

In Ceylon konnte ich diese Schlafgewohnheiten der Vögel in wahrhaft großartigem Maßstab beobachten. Es war dies im Norden der Insel, wo große Stauseen zur Bewässerung der Reisfelder bestehen. In diesen Stauseen sind Inseln und seichte Stellen, bedeckt mit meist abgestorbenen Bäumen, deren Leben durch das ansteigende Wasser ein Ziel gesetzt wurde. Bei Tag waren viele dieser Bäume mit großen Mengen von fliegenden Hunden besetzt, welche wie birnförmige große Früchte in ihrer charakteristischen Schlafstellung (vgl. Abb. 21 S. 54) an den Ästen hingen. „Wenn sie abends den Platz geräumt haben, beginnt drüben bei den abgestorbenen Bäumen die grandioseste Szene sich zu entwickeln, welche die Tierwelt mir je dargeboten hat. Von allen Seiten rücken Vögel des Dschungels in die Nachtquartiere ein. Von fern her kommen sie alle, die am Tage im Sumpfe gefischt, auf den Seen geschwommen, in den Wäldern gejagt hatten. Nun stehen die alten Stämme dunkel gegen den leuchtenden Himmel; hinter ihnen liegt der schwarze Dschungel. Prachtvoll heben sich von den blauen Schatten der Baumriesen die weißen Reiher ab; wie silbergraues Moos sitzen die Möven auf den Ästen; scharf zeichnen sich die Silhouetten der Raubvögel vom Abendhimmel ab.

Da drüben herrscht jetzt Gottesfriede; die sich am Tage befehdet haben, schlafen jetzt friedlich beieinander. Allerdings die Quartiere der einzelnen Arten sind streng geschieden. Unten im Sumpf stehen die Nachtreiher, über ihnen auf den untersten Ästen der Bäume wohnen die kleinen weißen Reiher, daneben die großen weißen Reiher, etwas weiter rückwärts die kleinen grauen Reiher. Auf der anderen Seite sind die Ibisse, Marabus und Pelikane versammelt; die am weitesten vorgeschobenen kleinen Bäume sind mit Tausenden von Seeschwalben bedeckt. Das wäre aber erst das Erdgeschoß des großen Schlafhauses; das Stockwerk darüber ist mit seltsamen Schlangenhalsvögeln und einer eigenartigen Ente (Dendrocygnus javanicus Horsf.) besetzt. Die obersten Äste der Bäume sind für die Raubvögel reserviert. Da bäumen die Fischadler, die Weißkopfadler und die schönen Brahminenweihen (Haliastur indus Bodd.) auf.

Während die Sonne verschwindet, kommen immer noch Nachzügler herangeflogen, einzeln oder in ganzen Flügen; sie kommen von ihrem Tagewerk, das sie einsam vollbrachten, und sammeln sich hier, als seien sie eine große Familie. Lange kreisen sie hoch oben in der Luft, ehe sie wagen sich niederzulassen. Brausend und mit Geschrei stürzen sie sich nieder,



Abb. 574. Schlafplätze indischer Vögel. Orig. n. Skizze des Verfassers.

und jeder von ihnen wird mit einem tausendstimmigen Geschrei begrüßt; das ist ein Geschnatter, Gekreische, Heulen und Wimmern, wie ich es nie gehört hatte.

Jetzt wird es immer dunkler, noch schwebt im Zwielicht ein Pelikan wie ein Segelschiff über dem Wasser dahin; sein leichter Körper sinkt kaum ins Wasser ein. Neben ihm streben einige Schlangenhalsvögel hastig schwimmend, dem Nachtquartiere zu. Sobald sie mich sehen, tauchen sie ins Wasser, so daß nur ihre schlangenartigen Hälse in springender Bewegung hervorschauen, während sie angstvoll flüchten." (Zitiert aus des Verfassers „Ostasienfahrt.")

Sehr eigenartig sind die gemeinsamen Schlafgewohnheiten der Rebhühner: diese fliegen bekanntlich in kleinen Trupps, sog. Ketten, die auch nachts gemeinsam schlafen. Dabei bilden die Tiere einen Kreis, in dem sie, nach ihrem zurückgelassenen Kot zu schließen, mit den Köpfen nach außen angeordnet sind, so daß von allen Seiten drohende Gefahr zunächst von einem Individuum bemerkt werden kann. Manche Drosseln, so die im Winter zu uns kommenden Arten, vor allen die sog. Böhämmer (nordische Bergfinken Fringilla montifringilla L.), auch Stare und andere Vögel auf der Wanderschaft schlafen nachts in dichten Reihen auf den Ästen zusammengedrängt. Enten, die in Scharen fischen und nachts dazwischen ein wenig schlafen, tun dies im Schwimmen, indem sie nur mit einem Fuß rudernd in einem engen Kreis umherschwimmen. Manche Vögel bilden beim Schlaf dichte Ballen, indem sie aufeinander sitzen und sich aneinander anklammern, selbst aneinander hängen. Das tun Schwanzmeisen, Artamidae und Mausvögel (Coliidae). Auch Säugetiere klammern sich zum Schlafen aneinander, so manche Affen und besonders die Krallenäffchen Südamerikas. Große Schlafversammlungen bilden die Fledermäuse; besonders zum Winterschlaf finden sie sich in Höhlen, auf Dachböden usw. oft in großen Massen von Hunderten und Tausenden ein. (Vgl. auch die S. 689 erwähnten Schlafversammlungen der fliegenden Hunde.)

Bei den Säugetieren spielt Herdenbildung eine große Rolle. Bei vielen von ihnen erhebt sie sich kaum über die gewöhnlichen Formen der Geselligkeit, wie wir sie früher beschrieben haben, so bei den Wanderherden der Lemminge und wohl auch bei manchen Huftierherden. Doch meist sind enge Beziehungen zum Familienleben erkennbar, so daß wir Familie und Herde bei den Säugetieren im nächsten Abschnitt gemeinsam behandeln wollen.

Die Duldsamkeit und Verträglichkeit, welche gesellige Tiere untereinander zeigen, beweisen sie auch vielfach gegen andere Tiere, welche sie in ihrer Umgebung sich ansiedeln lassen, ohne sie zu vertreiben. Ich erinnere nur an die Schwalben an den Bauten der Viscachas, an die Eulen, welche mit den letzteren und den Präriehunden zusammenleben (vgl. S. 275). Die Vereinigungen verschiedener Tierarten in Herden sind weiter unten besprochen.

In interessantem Gegensatz zu dieser Verträglichkeit steht die merkwürdige Feindschaft mancher Tierarten untereinander. Während sonst Tiere andere nur dann angreifen, wenn sie sie fressen wollen, haben bekanntlich Hund und Katze eine tödliche Feindschaft. Eine solche besteht auch zwischen Jaguar und Puma, Puma und Grizzlybär. Ähnlich sind wohl die Haßäußerungen der Singvögel und Tyranniden S. 699 gegen Raubvögel zu beurteilen. Sie scheinen z. T. auf Instinkten, zum großen Teil aber wohl auch auf Temperamentsäußerungen der Tiere zu beruhen.

3. Familie und Herde.

Eigentliches Familienleben, d. h. längeres Zusammenleben von Eltern und Nachkommen, gibt es wohl nur bei Vögeln und Säugetieren. Es kann in einer ausgeprägten Form nur bei langlebigen Tieren vorkommen, deren Junge eine längere, meist mehr als ein Jahr

erfordernde Entwicklungszeit haben und während dieser Zeit auf den engen Anschluß an die Eltern angewiesen sind. So ist denn bei den Vögeln relativ selten ein längeres Zusammenhalten der Paare untereinander und mit ihren Jungen zu beobachten. Eine Vogelgruppe, bei der ein sehr inniges, langdauerndes Familienleben besteht, sind die Anatiden. Auch zur Geselligkeit neigen Schwäne, Gänse und Enten vielfach. Bei Graugänsen z. B. halten nicht nur die Ehegatten untereinander und mit ihren Nachkommen, sondern alle Stücke, die sich gut kennen, treu zusammen. Die Begattung spielt bei diesen Vögeln in Ehe und geselligem Leben keine allzu große Rolle. Auch 2 Männchen schließen sich oft innig aneinander. Die Jungen bleiben bei den Anatiden sehr lange unter der Obhut der Eltern; ja sie sind vielfach von vornherein sehr von deren Führung abhängig und bleiben es bis in das zweite Jahr. Junge von Graugänsen z. B., deren Eltern flugunfähig gemacht sind, begeben sich im Herbst nicht allein auf die Wanderung, sondern bleiben bei den Alten.

Bei den Säugetieren finden wir vielfach ein länger dauerndes Zusammenleben von Vater, Mutter und Kindern; bei Tieren mit langer Entwicklungs- und Wachstumszeit kommt es auch vor, daß Junge aus zwei oder mehr Würfen mit den Eltern gemeinsam leben. Damit ergeben sich schon Ansätze zur Herdenbildung, und zwar zu derjenigen Form von Gemeinschaft, die wir als Familienherde bezeichnen wollen. Solche Familienherden können sich bei monogamen und bei polygamen Tieren bilden, ja sie erschweren es uns vielfach, bei freilebenden Tieren mit Sicherheit zu entscheiden, ob Polygamie oder Monogamie vorliegt. Ein charakteristisches Beispiel hierfür sind die Gazellen (Gazella dorcas L.), bei denen je ein Männchen und ein Weibchen mit ihren Jungen angetroffen werden, während die abgetriebenen Männchen besondere Herden für sich bilden. Auch bei den gewöhnlich größere Herden bildenden Gazellenarten des tropischen Afrika scheint hie und da die Tendenz zur Bildung kleiner Familienherden noch durchzuschlagen z. B. bei Gazella granti. Ein Männchen versammelt auch jeweils bei den Schafen und Ziegen eine polygame Familienherde um sich. Bei den Vicugnas (6—15♀+1♂) und den Bantengrindern (4—6♀+1♂) scheint es ähnlich zu stehen. Dagegen wird angegeben, daß bei Elenantilopen, dem Moschusochsen und einigen anderen Arten sich bei den kleinen Herden oft 2—3 stärkere Männchen befinden. Auch bei den Wildpferden, so den afrikanischen Zebras, ist die polygame Familie die Grundlage der Herde; ein starker Leithengst treibt alle anderen erwachsenen Männchen von seinem Harem weg.

Solche polygame, manchmal auch monogame Familien sind auch vielfach die Scharen der Affen. Bei den Makaken, Pavianen, Meerkatzen, aber auch Schlankaffen (Semnopithecus) und Stummelaffen (Colobus) findet man gewöhnlich die Tiere in größeren Scharen, in denen Männchen, Weibchen und Junge vereinigt sind. Meist dominiert ein altes Männchen, welches auch die Mehrzahl der Weibchen begattet. Sehr starke Männchen halten viele Weibchen in ihrer Herde zusammen, wie wir dies früher auch von den polygamen Robben erfuhren (S. 477). Junge und in der Regel auch mehrere erwachsene Männchen finden sich aber neben dem alten Leitaffen meist in der Herde. Das wird z. B. für die großen Herden der Brüllaffen, Rollschwanzaffen (Cebus), Paviane, Meerkatzen, Schlankaffen (Semnopithecus) und Gibbons (Hylobates) angegeben, ja selbst für die Schimpansen. Beim Hamadryas, dem nordostafrikanischen Pavian, bestehen die Herden oft aus 150 Stück, unter denen sich 10—15 erwachsene Männchen finden. Die Grundlage der Herde scheint stets die Familie zu sein; denn selbst bei sehr geselligen Arten findet man oft kleine Scharen bestehend aus einem Männchen, einem oder mehreren Weibchen und Jungen. Solche reine Familienherden sind scheinbar die Regel bei den Stummelaffen (Colobus), bei einigen Gibbons



Abb. 575. Gorillafamilie.



Abb. 576. Gnus (Connochaetes albojubatus Ths.) und Thomsongazellen (Gazella thomsoni Gthr.) in der Seringetisteppe unter Schirmakazien weidend. Prof. Behn phot.

(Hylobates) und beim Gorilla; sie kommen bei den Schimpansen häufig vor; der Orang wird nach Wallace stets einzeln getroffen, sobald er erwachsen ist, nicht einmal Paare beobachtete er beieinander. Jedoch sah er Junge sowohl in Begleitung eines einzelnen Weibchens als auch eines Männchens. Nur je ein Paar mit den Nachkommen scheint bei den südamerikanischen Krallenäffchen (Hapalidae) zusammenzuhalten. Die schwächeren Männchen einer Affenherde kommen in der Regel nicht zur Begattung, da der Führer, das alte Leitmännchen, eifersüchtig alle Annäherungen überwacht und mit Zähnen und Händen abwehrt. Bei solchen Kämpfen werden kräftigere Männchen oft von der Herde abgetrieben und bilden dann besondere kleinere oder größere Herden für sich, so bei Semnopithecus, Hylobates hulock u. a. Alte Männchen, wohl meist besiegte und vertriebene Leittiere und Familienväter, leben auch als sehr bösartige, griesgrämige Einsiedler, so bei Pavianen, Gorillas usw. Beim Gorilla scheint die Herde nur aus einer polygamen Familie zu bestehen, wie auch aus den von Matschie publizierten Beobachtungen Zenkers hervorgeht, der einen alten Riesen dieser Menschenaffenart in Begleitung mehrerer Weibchen und jüngeren Männchen beobachtete. Beim Umherstreifen wandern die jungen Männchen voraus, dann folgen die Weibchen, der Alte läuft hintenher, „alles beobachtend, indem er sich von Zeit zu Zeit emporrichtet und nach allen Seiten äugt. Merkt er nichts Verdächtiges, so setzt er sich an einen Baumstamm, und die Weibchen bringen ihm nun Früchte heran, die sie ihm zu Füßen legen, dann und wann schmiegen sich zwei an ihn, und er legt seine langen Arme auf ihre Schultern und scherzt mit ihnen unter dem Ausstoßen von knurrenden, kreischenden und quietschenden, zuweilen wie Lachen erklingenden Lauten. Wittert er Gefahr, so trommelt er zunächst leise auf den Wangen, indem er den Mund öffnet und mit der Hand dagegen schlägt. Es ist dies ein Zeichen, um seine Sippschaft zur Flucht aufzufordern. Sobald er irgendein größeres Tier oder einen Menschen erblickt, klopft er mit der Faust auf die Brust in schnellem Wechsel und wendet sich gegen den Feind."

Indem sich an solche Familien einzelne Tiere anschließen, oder durch Kombination solcher Familiengruppen entstehen die großen Herden, wie sie bei Pavianen (Hamadryas und Babuin) 100—200, bei Hylobates hulock 50—100, bei Schimpansen 50, bei Meerkatzen, Schlankaffen, Nasenaffen, Brüllaffen und Rollschwanzaffen 70—100 Individuen umfassen können. In den Herden mittleren und größeren Umfangs wird wohl nicht immer eine vollkommne Fernhaltung der anderen Männchen von den Weibchen möglich sein. Ob aber dabei jedes Männchen seine Weibchen für sich hat oder regellose Vermischung vorkommt, ist unbekannt.



Abb. 577. Weidende Gnuherde (Connochaetes albojubatus Ths.) in der Seringetisteppe.
Prof. Behn phot.

Die Affenherden gehen gemeinsam auf Nahrungssuche, überfallen in Menge Pflanzungen usw. Bei ihren Wanderungen und bei der Nahrungssuche sowie öfter auch bei der Ruhe am Tag stellen manche Arten Wachtposten auf, deren Warnrufe die übrigen zur Flucht veranlassen, so bei Pavianen, Makaken, Meerkatzen. Auch sonst sehen wir gegenseitige Hilfe bei den Affen eine große Rolle spielen. Zwar nicht beim Nahrungserwerb, da sucht eher einer dem andern die Beute abzunehmen. Wohl aber helfen sie sich bei der Körperreinigung und beim Ungezieferfangen. Der Leitaffe warnt die Genossen durch seinen Ruf, beruhigt sie durch andere Laute, setzt sich zur Wehr, wenn ein Angriff erfolgt, und verschafft so den andern genügende Zeit zur Flucht. Direkte gegenseitige Hilfe der einzelnen Individuen ist selten beobachtet worden, hauptsächlich Mütter hat man ihre Jungen heldenmütig verteidigen sehen.

Wenn man die Jagdbücher aus Afrika oder Asien liest, so muß man mit Betrübnis konstatieren, welche Mengen von Tieren in jenen fremden Erdteilen getötet werden, ohne daß die Jäger sich die Mühe geben, die vielfach so leicht zu machenden Beobachtungen über die Zusammensetzung der Herden der gejagten Tiere, das Alter, den Reifezustand, die Brunst- und Geburtszeit zu registrieren. Jeder Jäger, der mit etwas höheren Interessen hinauszieht, sollte es sich zur Aufgabe machen, wenigstens eine Tierart in ihrer Naturgeschichte genauer kennen zu lernen.

Relativ selten bestehen die Herden der Tiere dauernd aus Männchen und Weibchen in allen Altersstadien. Das ist z. B. bei den Känguruhs der Fall. Auch bei Walen findet man in den sogenannten „Schulen" Männchen und Weibchen zusammen, doch sollen die Paare stets zusammenhalten. Die ausgestorbene Seekuh (Rhytina stelleri, vgl. S. 36) kam an den Küsten des Behringsmeeres ehemals in großen aus Einzelpaaren zusammengesetzten Herden vor. Auch in den Herden der Oryxantilopen sollen je ein Männchen und ein Weibchen als Paar nachweisbar sein. Unter den Huftieren bilden die Kaffernbüffel und einzelne Antilopenarten, z. B. die Springböcke, die ostafrikanische Beisa (Oryx callotis), Gnus, Gazella thomsoni Herden, in denen beide Geschlechter gleichmäßig vertreten sind. Auch beim Ren sind die Herden gemischt. Ebenso bilden Raubtiere, wie z. B. Hyänen, Wölfe, Wildhunde Herden, in denen wenigstens während eines Teils des Jahres Männchen und Weibchen enthalten sind. Allerdings sollen die Wolfsmeuten im Winter hauptsächlich aus Männchen bestehen. Auch bei Känguruhs und den Huftieren zeigen stets die alten Männchen die Tendenz sich zu isolieren oder doch nur aus Männchen bestehende Herden zu bilden, so bei den

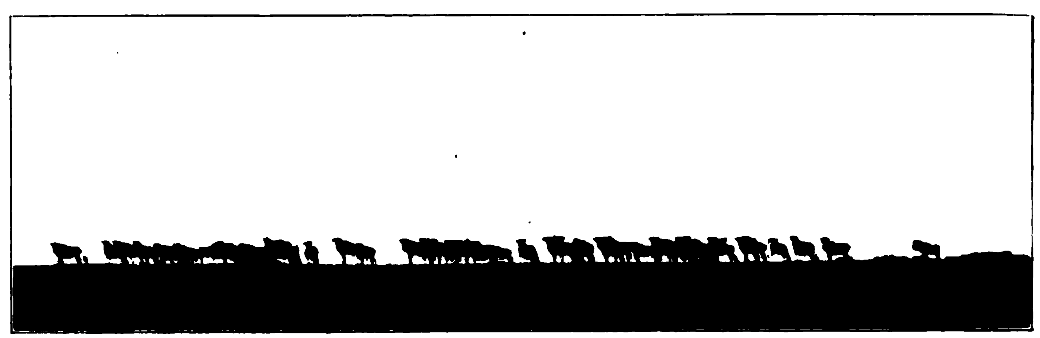


Abb. 578. Herde von Gnus (Connochaetes albojubatus Thomas) mit Wachtposten auf beiden Seiten. Serigentisteppe Deutsch-Ostafrika. Aufnahme von Prof. Behn.

obengenannten Oryx callotis, Gnus, Gazella thomsoni. Die Trennung der Geschlechter in besonderen Herden haben wir auch bei den Pelzrobben in einer für polygame Tiere besonders charakteristischen Form (S 478) kennen gelernt.

Bei vielen Huftieren bestehen während des größten Teils des Jahres getrennte Herden der Männchen und Weibchen. Die großen Herden des Bison z. B., welche ehemals die nordamerikanischen Prärien bedeckten, bestanden aus gesonderten Stierherden und Kuhherden. Auch innerhalb der Herden hielten sich die Tiere in kleineren Trupps zusammen, die Stiere zu 6—16, die Kühe zu 30 und mehr. Nur zur Paarungszeit wogten die Bestände der getrennten Herden und Gruppen vollkommen durcheinander.

Auch sonst bei Boviden gibt es getrennte Herden, so beim Wisent und Yak. Bei letzterem leben die alten Stiere zu 3—5, die jungen zu 10—12, oft unter Führung eines alten Stiers, die Kühe mit den Kälbern und noch nicht zeugungsfähigen Jungstieren in Herden, die oft 100—1000 Individuen umfassen können. Entsprechend verhalten sich die spanischen Steinböcke (Ibex hispanicus), deren Rudel von oft 100—150 Stück nach Geschlechtern getrennt sind; auch hier leben die jungen Böcke bei den Geißen. Ähnliches finden wir bei den Hirschen; so leben beim Edelhirsch die Weibchen mit den Jungen beiderlei Geschlechts in Rudeln beisammen, während die Männchen in ganz kleinen Trupps sich herumtreiben, oder als alte Kapitalhirsche ein Einsiedlerleben führen. Nur zur Brunstzeit bilden sich größere Herden, in denen sich Gruppen bilden, indem ein altes Männchen sich einen Harem von 6—12 Weibchen erkämpft. Bei ihnen, wie auch beim Damhirsch und den amerikanischen Hirschen werden die jungen Männchen von den alten abgetrieben und bilden zu dieser Zeit kleine Herden für sich.

Bei den Rehen, die sonst in polygamen kleinen Familienherden leben, die aus einem Bock mit 1—3 Geißen und deren Nachkommenschaft bestehen, bilden sich im Winter öfter größere Rudel aus mehreren Familien. Ebenso ist bei den Wildschweinen die Familienherde die Grundlage selbst bei großen Ansammlungen von Individuen.

Sehr eigenartig ist die Herdenbildung beim Gabelbock (Antilocapra americana); hier bestehen im Winter große gemischte Herden, vom September bis März. Dann isolieren sich die alten trächtigen Weibchen, um sich zum Gebären zurückzuziehen, und bleiben dann mit ihren Jungen in kleinen Trupps beieinander; die alten Männchen bilden zu dieser Zeit besondere kleine Rudel für sich, während die jungen noch nicht fortpflanzungsfähigen Männchen und Weibchen größere Herden bilden. Später im Jahr vereinigen sich letztere mit den alten Weibchen und ihrer Brut, und im September stoßen schließlich die alten Männchen wieder zu ihnen.

Bei den Kuduantilopen und überhaupt bei fast allen afrikanischen Antilopen, so bei der Grantgazelle (Gazella granti), der Impallah, dem ostafrikanischen Wasserbock (Cobus ellipsiprymnus), scheinen auch, nach den Angaben von Schillings, getrennte Herden vorzukommen. Bei den Herden der Wasserbockweibchen sollen aber immer einige Böcke sich befinden. Bei unsern Gemsen sind auch außer der Paarungszeit die alten Weibchen mit den jungen Weibchen und den jungen Böcken von 1—3 Jahren zu einem Rudel vereinigt, während die alten Böcke einzeln oder in kleinen Gruppen von höchstens 2—3 umherwandern.

Wir müssen also nach den bisher bekannten Tatsachen zwischen der Familienherde und der sozialen Herde unterscheiden; die erstere ist eine herangewachsene Familie, die letztere verdankt den geselligen Trieben der betreffenden Tierart ihre Entstehung; an eine kleine Gruppe von Individuen schließen sich die andern an, um die Vorteile des Futterfindens, des Wassersuchens, der gemeinsamen Verteidigung zu genießen. Die soziale Herde kann aus vielen Familiengruppen oder aus Einzelindividuen verschiedener Abstammung zusammengesetzt sein. Auch schließen sich Herden, welche ihr Leittier verloren haben, eventuell geschlossen einer anderen Herde an, besonders die verwitweten Weibchen einer polygamen Herde; so hat man dies bei den Zebras beobachtet, wenn der Leithengst einer Herde von einem Raubtier getötet war. Nur die soziale Herde erzeugt die ungeheuren Massenversammlungen von Tieren, wie wir sie bei den Bisons Nordamerikas, bei den Steppentieren Afrikas und Zentralasiens vertreten finden. Aber selbst in den sozialen Herden spielen vielfach besondere Umstände bei der Aufnahme einzelner Individuen mit. Unter den Vögeln bilden z. B. die Gänse in der Regel Scharen oder Herden, welche meist aus Familiengruppen bestehen, denen sich einzelne männliche und weibliche Tiere anschließen. Es dauert oft wochenlang, bis ein solches Tier im sozialen Verband aufgenommen und als Freund behandelt wird. Ähnliche Prüfungszeiten, in denen sie mit Mißtrauen behandelt werden, müssen auch Säugetiere vor der Aufnahme in Herden vielfach durchmachen.

Die Bedingungen zur Entwicklung einer Organisation des sozialen Gebildes sind in einer Familienherde viel leichter gegeben als in einer sozialen Herde. Viel leichter entwickelt sich in ihr Arbeitsteilung und Unterordnung unter die Autorität eines Individuums. Die alten Tiere, von denen die Jungen abstammen, von denen diese alle Lebenserfahrung gelernt und übernommen haben, sind da die natürlichen Leiter. Bald ist ein Männchen, bald ein Weibchen der Führer der Herde. Männchen finden wir als Führer der Herde bei den Rudeln der Schakale, bei Wildschweinen, unter den Ziegen als große Ausnahme bei der nordamerikanischen Schneeziege (Haploceros), beim Mufflon (Ovis musimon), bei den Hartebeests (Bubalis caama u. a.) und wahrscheinlich einigen anderen Antilopenarten, beim Huanaco, bei dem außerdem gesonderte Herden von jungen ♂ und ♀ bestehen, den Vicugnas, die in Rudeln von 6—15 ♀ mit nur einem ♂ vorkommen, und schließlich bei vielen Affen. Der Führer, der oft der hartnäckigste Verteidiger seiner Schutzbefohlenen ist, ist meist ein altes, starkes Männchen, mit hochentwickelten Sinnesfähigkeiten, vorzüglicher Aufmerksamkeit und sehr kampfslustig. Diese Kampfslust gilt zum Teil den anderen Männchen der eigenen Art, denen jeder Zutritt zur Herde verweigert wird, die außer erwachsenen Weibchen junge Männchen und Weibchen umfassen kann.

Die Weibchen scheinen bei fast ebenso vielen Formen Führer der Herden zu sein, die allerdings nur außerhalb der Brunstzeit unter ihrer Autoriät stehen. Ein altes, starkes und mit besonderen Eigenschaften bevorzugtes Weibchen führt die Herde bei Hirschen, Gemsen, den westafrikanischen Wasserböcken und manchen anderen Antilopen, bei den meisten Wildziegen und Wildschafen und den Elefanten. Bei all diesen Formen behält das alte Weib-



[illegible] in Schlachtreihe. Nach [illegible]

chen [illegible] und [illegible] sondern [illegible]

[illegible] bald ein Bock bald ein Weibchen die Herde zu führen [illegible]

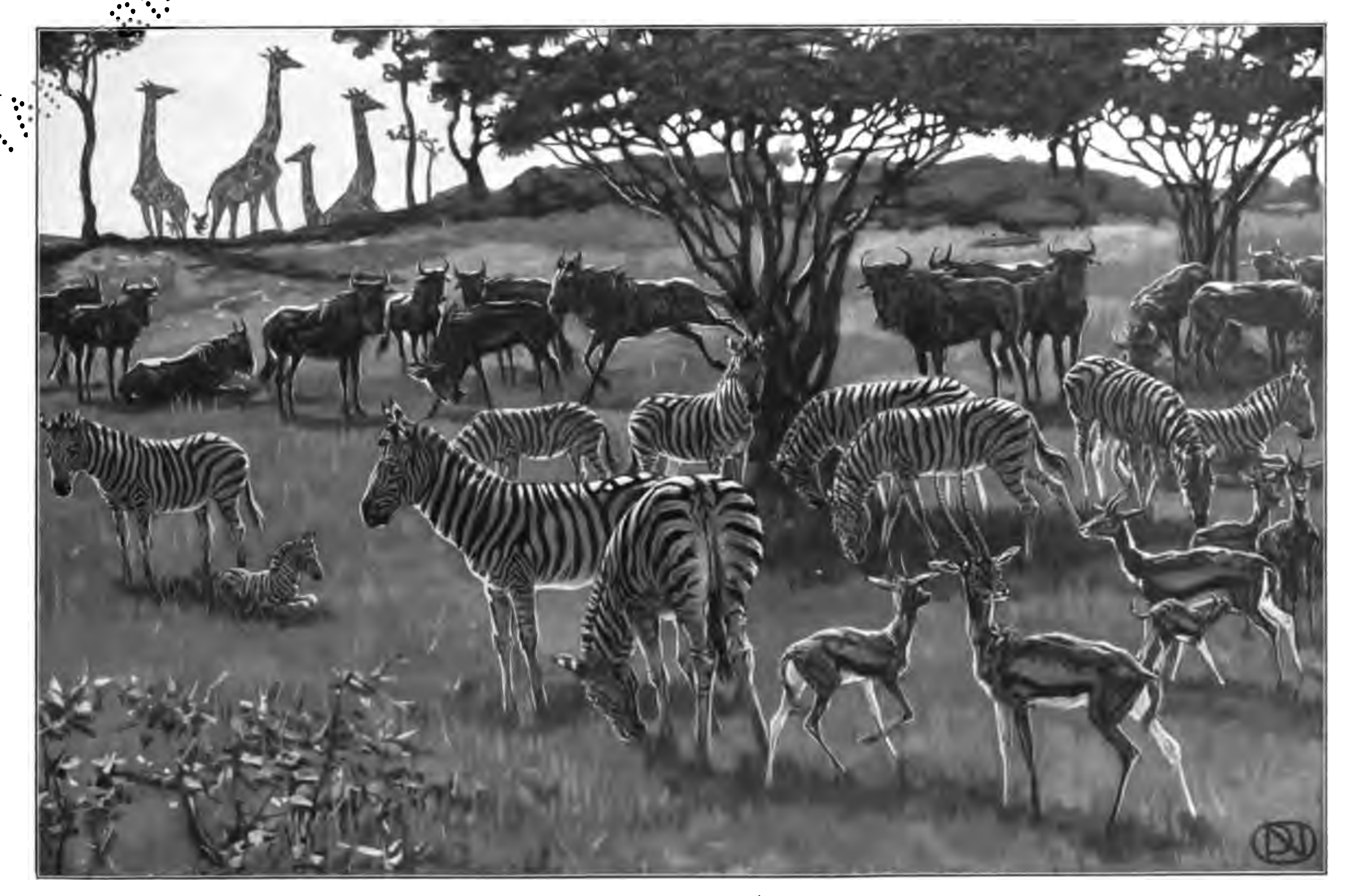
Selten sind Herden, in denen zwei bis drei alte Männchen [illegible] sind, [illegible] wird angegeben für den Wasserbock in Ost und [illegible] die zu [illegible] mit höchstens zwei Männchen leben und [illegible] Moschusochsen (Ovibos moschatus).

Sehr bezeichnend für die geselligen Neigungen der [illegible] jung der jungen, vor allem der in Kämpfen mit der [illegible] sonderen Herden z. B. bei Hirschen, Antilopen, [illegible]

Die Arbeitsteilung in solchen Herden unter [illegible] steht meist darin, daß jenes die Bewachung und [illegible] übernimmt. Es warnt durch seinen [illegible] und zu geeigneten Futterplätzen [illegible] ein begabtes, gesundes und kräftiges Tier wird [illegible] sich die andern unter, folgen dann aber auch [illegible] nur an die Leithämmel der Schafherden [illegible] keiten nach, so muß der Führer [illegible] treten, was bei den Arten mit [illegible]

Auch bei den großen sozialen Herden [illegible] vor, besonders indem, z. B. bei Gnus und [illegible] besondere Individuen als Wächter [illegible] der Herde [illegible] Nähe fressen oder Wasser trinken, jede [illegible] den gemischten Herden dürfen bei der Flucht [illegible] chen nachfolgen und sozusagen die Flucht decken, [illegible] ostafrikanischen Wasserbock (Cobus [illegible] granti) an.

Auch organisiertes Handeln [illegible] die Jagdmethoden der Wildhunde [illegible] hunde, Buansus und Kolsuns, [illegible] überwinden. Bekannt ist die [illegible] mit dem Tiger gegeben hat, und [illegible] auf Beobachtungen basiert. Bei den [illegible] zur Verteidigung bedrängte Herden [illegible] viele der größeren Antilopen sowie [illegible] reihe oder eine Art von Carré, in [illegible]



Herdenbildende Steppentiere.



Abb. 579. Moschusochsen in Schlachtreihe. Nach Nordenskjöld.

chen nicht nur seine männlichen und weiblichen Nachkommen, sondern auch die anderen Weibchen der polygamen Familie samt deren Nachkommen unter seiner Führung, während die Männchen entweder einzeln oder in kleineren oder größeren Trupps die Zwischenbrunstzeit verleben. Bei den Kuhantilopen (Bubalis cokei Gthr) scheint nach den Angaben von Schillings bald ein Bock bald ein Weibchen die Herde zu führen.

Selten sind Herden, in denen zwei bis drei alte Männchen als Führer zu beobachten sind; solches wird angegeben für den Wasserbock in Ost- und Südafrika, für Elenantilopen, die zu 8—10 mit höchstens zwei Männchen leben und manche andere Huftiere, so z. B. den Moschusochsen (Ovibos moschatus).

Sehr bezeichnend für die geselligen Neigungen der betreffenden Arten ist die Vereinigung der jungen, vor allem der in Kämpfen mit den alten abgetriebenen Männchen zu besonderen Herden, z. B. bei Hirschen, Antilopen, Vicugnas, Büffeln usw.

Die Arbeitsteilung in solchen Herden unter leitender Führung eines Individuums besteht meist darin, daß jenes die Bewachung und Leitung, auch die Verteidigung der Herde übernimmt. Es warnt durch seinen Ruf vor Gefahren, es führt zum Wasser, zur Salzlecke und zu geeigneten Futterplätzen. Es repräsentiert die gesamte Erfahrung der Herde; nur ein begabtes, gesundes und kräftiges Tier wird Leiter einer Herde; nur einem solchen ordnen sich die andern unter, folgen dann aber auch ohne Zögern seiner Führung. Ich erinnere nur an die Leithämmel der Schafherden. Lassen seine Sinnesorgane, seine Kräfte und Fähigkeiten nach, so muß der Führer baldigst die Führerstelle einem geeigneteren Individuum abtreten, was bei den Arten mit männlichen Führern der Herde nicht ohne Kampf abgeht.

Auch bei den großen sozialen Herden, welche keine Führer haben, kommt Arbeitsteilung vor, besonders indem, z. B. bei Gnus und anderen Antilopen, bei Affen, Wildschafen usw. besondere Individuen als Wächter abseits der Herde sich aufstellen, um, während jene in Ruhe fressen oder Wasser trinken, jede herannahende Gefahr signalisieren zu können. Bei den gemischten Herden dürfen bei der Flucht die Weibchen vorauslaufen, während die Männchen nachfolgen und sozusagen die Flucht decken; solches gibt Schillings z. B. für den ostafrikanischen Wasserbock (Cobus ellipsiprymnus) und die Grantgazelle (Gazella granti) an.

Auch organisiertes Handeln können Herdentiere aufweisen: wir haben früher schon die Jagdmethoden der Wildhunde erwähnt (S. 185). Wölfe, aber auch die kleinen Wildhunde, Buansas und Kolsuns, können im gemeinsamen Angriff weit überlegene Feinde überwinden. Bekannt ist die Schilderung, welche Kipling vom Kampf der Kolsuns mit dem Tiger gegeben hat, und welche nicht seiner Phantasie entsprungen ist, sondern auf Beobachtungen basiert. Bei den Pflanzenfressern erfolgt das gemeinsame Handeln zur Verteidigung; bedrängte Herden von Wildrindern, z. B. Yaks, Bisons, Büffeln, ferner viele der größeren Antilopen sowie Moschusochsen bilden beim Angriff eine Schlachtreihe oder eine Art von Carré, in dem die erwachsenen verteidigungsfähigen Tiere, vor

Herdenbildende Steppentiere.

allem Männchen und alte Weibchen die Front bilden, während tragende und säugende Weibchen sowie die Jungen in die Mitte genommen werden (Abb. 579). Ähnliches berichtet Schillings von afrikanischen Elefanten.

Solches organisiertes Zusammenwirken ist auch von Vögeln bekannt, das gemeinsame Jagen der Raubvogelpaare (S. 184), das organisierte Fischen der Pelikane und Kormorane, welche zu mehreren in einer Bucht im Halbkreis Fische zusammentreiben, um sie dann erst, wenn es lohnt, zu fressen. Ähnlich ist die Heuschreckenjagd der Störche und Marabus zu beurteilen. Nach Sewerzow jagen auch die weißschwänzigen Adler (Haliaëtus albicilla) gemeinsam. Organisiertes Zusammenwirken zeigt sich auch, wenn die Singvögel in großen Scharen eine Eule verfolgen und anschreien, wenn die Krähen den Uhu überfallen und beschimpfen, wenn die südamerikanischen Tyranniden einen Adler oder Falken in die Flucht treiben. Wächter, ähnlich wie wir sie bei den Huftieren und Affen kennen lernten, stellen auch Vögel auf, so Krähen, Dohlen usw.; wenn ein Flug von Adlern (Haliaëtus albicilla) beim Fressen ist, wachen immer einige Individuen an erhöhten Stellen der Umgebung, erst die jungen, und wenn diese mit dem Fressen an der Reihe sind, die alten. Bei dem kalifornischen Specht Melanerpes wirken ganze Flüge zusammen, um Nahrungsvorräte anzulegen, indem sie in Baumrinde Löcher hacken und in diese Eicheln hineinstecken; es ist nicht sicher, ob sie diese selber oder die dadurch angelockten Insekten fressen. Jedenfalls kehrt der ganze Flug erst nach Wochen zurück, um an den Bäumen von den Vorräten zu fressen (vgl. hierzu auch S. 140).

Herdentiere und manche gesellige Tiere zeigen sich sehr duldsam gegen andere Tiere, welche sich in ihrer Gesellschaft oder in und an ihren Bauten aufhalten. Wir haben früher schon von solchen Formen gehört (S. 275 und S. 691). Besonders bemerkenswert sind solche Gemeinschaften bei Herdentieren. So leben Strauß und Zebras oft, man kann sagen, in einer gemeinsamen Herde; ebenso viele der afrikanischen Antilopenarten untereinander, mit Zebras, Straußen, Giraffen usw. In Ostafrika trifft man häufig Grants Gazelle mit Gnus, Zebras und ev. Giraffen zusammen (vgl. Taf. XIII). In Südamerika schließen sich die Rollschwanzaffen der Gattung Cebus gern einzeln oder in kleinen Gruppen den Scharen anderer Affenarten an. In solchen kombinierten Herden leben die Tiere in ähnlicher Weise zusammen wie die Familiengruppen in den sozialen Herden. Daß die Gemeinsamkeit für die Tiere einen gegenseitigen Nutzen bringen kann, der geradezu an ein Symbioseverhältnis erinnert, hat Schillings an sehr lehrreichen Beispielen gezeigt. Er fand oft Giraffen und Elefanten gemeinsam in den lichten Akazienwäldern äsend, kleine Herden bildend. Es fiel ihm auf, daß die gut sehenden Giraffen mit ihren langen Hälsen sozusagen den Gesichtssinn in der Interessengemeinschaft repräsentierten, während die Elefanten mit ihrem scharfen Gehör alle verdächtigen Töne registrierten. Die Warnungslaute der einen Tierart wurden von der andern richtig verstanden, beide richteten sich in ihren Handlungen nach den Wahrnehmungen ihrer Partner. So finden wir überhaupt, daß viele Tierarten, besonders höhere Formen und unter ihnen vor allem gesellige und herdenbildende Arten sich untereinander verstehen. Der Warnungsruf des Nußhähers oder Würgers wird von vielen Vögeln des Waldes gehört und verstanden.

Die geselligen und herdenbildenden Tiere bedürfen mehr als solitäre Formen der Verständigungsmittel; so kann es nicht verwundern, daß wir bei ihnen leicht und öfter Anzeichen von solchen beobachten können. Als zusammengehörig erkennen sich viele von ihnen, vor allem Säugetiere mit Hilfe des Geruchssinns. Die gleichen Drüsen, welche im Dienste des Geschlechtslebens stehen, und manche andern dazu, produzieren riechende Stoffe, welche



Abb. 580. Gnuherde in der Seringetisteppe. Teil einer 3 km langen Herde. Prof. Behn phot.

die vielfach vorzüglich entwickelten Geruchsorgane dieser Tiere wahrnehmen. Die Nasenschleimhaut bei vielen Raubtieren, besonders aber bei steppenbewohnenden Huftieren, hat eine sehr große Oberfläche, der oft sehr mächtige Riechmuscheln in der Nasenhöhle entsprechen. Wie sie Feinde und Futter wittern, so riechen sie sich gegenseitig und ihre Spuren. Ihren Spuren teilen sie aber vielfach durch besondere Hilfsmittel einen spezifischen Geruch mit. So haben viele Huftiere im Gesicht Drüsen, z. B. die Antilopen und Hirsche, deren Sekret beim Weiden leicht an Pflanzenteilen abgestreift wird. Ferner haben sie an den Füßen die zwischen den Hufen mündenden Klauendrüsen, welche jedem Fußabdruck einen besonderen Duft verleihen müssen. Die geselligen Hunde und Wölfe erkennen sich an ihrem Urin, den sie an exponierten Stellen, besonders an Bäumen, einsamen Steinen ablassen, und dessen Zustand und Beschaffenheit ihnen verraten kann, wann und von wem die Örtlichkeit besucht worden ist. Individuelle Unterschiede des Geruchs werden mit großer Sicherheit erkannt.

Nicht weniger wichtig muß der Gesichtssinn für die gegenseitige Verständigung der Tiere sein. Sie beobachten sich ja beständig untereinander. So können wir schon bei niederen Tieren, z. B. Arthropoden, wahrnehmen, daß die Annahme der Bereitschaftsstellung bei einem Individuum andere alsbald zur Nachahmung veranlaßt. Bei höheren Tieren wirken Signale mit den Ohren, mit dem Schwanz, mit der Umgebung der Augen, der ganzen Gesichtsmuskulatur auf andere ein. Bei Vögeln dienen auch Kopf- und Schnabelbewegungen als Signale. So berichtet Heinroth, daß bei Graugänsen gewisse Kopfbewegungen die Absicht aufzufliegen andeuten, und daß die Tiere untereinander diese Zeichensprache vortrefflich verstehen. Sehr wichtige Signale sind die Aufrichtung der Ohren, das Sträuben von Schnurrhaaren und überhaupt der Körperbehaarung. Wer aufmerksam Pferde und Hunde beobachtet hat, wird Beispiele für diese Annahmen kennen. Auch Beinbewegungen, Klopfen mit Hufen und Pfoten spielen eine Rolle. Als optische Signale, welche auf die Augen der Herdentiere wirken und sie in Gruppen zusammenhalten, sind die am Hinterende der Tiere befindlichen Flecken zu bezeichnen, die wir früher schon in dem Kapitel über die Aufzucht der Nachkommenschaft S. 663 besprochen haben. Wenn eine Herde von Antilopen oder Zebras vor einem Verfolger davonstürmt, so hält sich immer ein Tier mit seinem Kopf dicht an das Hinterteil des nächsten. Aus dem aufwirbelnden Staub sieht man immer wieder die Hinterteile mit ihren hellen Flecken emporsteigen, welche den Mitgliedern der Herde wie Flaggen den Weg zeigen. Auch bei geselligen Vögeln kommen solche Signalflecken vor. Heinroth hat beobachtet, daß die weißen Flügeldeckfedern bei Kasarkas und anderen Entenvögeln als solche dienen. Sie sind nur im Flug sichtbar; auf ihren An-



Abb. 581. Herden von Gnus (Connochaetes albojubatus Thomas) (hintere Reihe) und Thomson-Gazellen (Gazella thomsoni Günther) (vordere Reihe) um Mittag zur Tränke ziehend. Aufnahme von Prof. Behn in der Seringetisteppe Deutsch-Ostafrika.

blick reagieren nicht nur Kasarkas selber, sondern alle Entenarten mit ähnlichen Abzeichen, indem sie Locktöne hören lassen, eventuell im Flug sich anschließen. Auch der metallisch glänzende Spiegelfleck auf den Flügeln vieler Entenarten hat nach demselben Autor die gleiche Bedeutung.

Wichtiger als die bisher besprochenen Verständigungsmittel sind für alle geselligen Tiere die von ihnen hervorgebrachten Laute. Wir haben früher schon ausführlich die Rolle besprochen, welche die Hervorbringung von Tönen für das Geschlechtsleben der Tiere spielt. Wir sahen damals, daß die Stimmen der Tiere ebenso wichtig für die Beziehungen der beiden Geschlechter zueinander wie für die Beziehungen der Alten zu ihren Jungen sind. Schon bei relativ niederen geselligen Tieren sehen wir nun Laute, so das Summen und Zirpen mancher Insekten, besonders dann hervorgebracht, wenn die Tiere in größeren Scharen beieinander sind. Und zwar summen auch Scharen, welche ausschließlich aus männlichen Bienen oder Fliegen bestehen, so daß man wohl vermuten kann, daß der Schwarm zum Teil durch die Tonerzeugung zusammengehalten wird. Am charakteristischsten sind nun solche Lautäußerungen bei den Vögeln und Säugetieren mit dem geselligen Leben verknüpft. Bei den schwarmbildenden Vögeln sind Lockrufe, mit denen sich die zerstreuten Individuen zusammenfinden, Warnrufe mit denen ein aufmerksames Exemplar die ganze Schar warnt, eine ganz regelmäßige Erscheinung. Wir haben auch allen Anlaß anzunehmen, daß besondere Laute andeuten, wenn Futter oder Wasser gefunden ist, besondere Laute Beruhigung unter den Genossen verbreiten. Unser Ohr belehrt uns darüber, daß tatsächlich die geselligen Vögel viele und verschiedenartige Laute hervorbringen. Die Handlungsweise der Tiere selbst zeigt uns, daß die Laute eine verschiedene Wirkung auf sie haben. Auf einen Lockton kommen sie herbei, auf einen Warnruf fliegen sie davon. Die Laute, welche einzelne Tierindividuen hervorbringen, haben sogar für unser Ohr persönliche Nuancen; junge Vögel erkennen selbst aus einer großen Schar heraus ihre Eltern an der Stimme. Daß ihr Ohr tatsächlich geeignet ist, sehr verschiedenartige Töne und Nuancen aufzunehmen, das können wir daraus schließen, daß so viele Vögel Laute, die sie in der Natur hören, nachahmen, daß sie gegenseitig ihren Gesang voneinander lernen, ja daß sie vom Menschen ihnen vorgepfiffene Melodien behalten und nachsingen; manche Vögel können sogar menschliche Worte sprechen lernen und behalten, und es kann kein Zweifel existieren, daß sie mit solchen von

ihnen hervorgebrachten Lauten bestimmte Vorstel
auf einen gesetzmäßigen Zusammenhang, daß es
und Raben, welche man am leichtesten an den M
Gehorchen auf menschliche Worte und zum Nach
lichen Sprache bringt.

Auch die Säugetiere, mit deren Zähmung
und welche dazu dressiert werden können, auf
zuführen, gehören ausschließlich zu den gesellig
mir unzweifelhaft, daß die Tiere, welche imstand
menschlichen Sprache so verschiedene Vorstellungen
auf bestimmte Befehle gewisse Handlungen aus
müssen, das vorbereitet ist für das Erlernen einer
annehmen, daß solche Tiere eine Sprache besitzen.
man hat nie daran gezweifelt, daß das Winseln
sein Bellen je nach Kraft und Ausdruck Freude,
glaube, daß die Sprache der Hunde über noch viel
Es braucht diese Sprache ebensowenig wie beim M
und anderen Herdentieren ausschließlich aus Lauten
in ihr jedenfalls die Fülle von Ausdrucks- und Sig
verfügen. Alle jene Vorgänge, die wir in den vor
Mitteilung bei den Tieren besprochen haben, können
einmal einen dressierten Menschenaffen, so z. B. das
gischen Garten gehaltene junge Schimpansenweibchen,
bestimmtes gesprochenes Wort hin eine Handlung au
Rad steigt, das Gewehr holt, der zweifelt nicht daran
Wort eine bestimmte Vorstellung zu verknüpfen.
auftauchen, wenn man sieht, wie ein Hund seine Freu
das Wort „spazierengehen" ausspricht, oder wie die
der Wärter „spielen" zu ihr sagt. Gerade die „Spra
Ausdrucksmitteln; wenn auch die Versuche zum St
den letzten Jahren hie und da bizarre Meldungen
wissenschaftlich genug waren, um Resultate zu bringen,
daß es möglich sein muß, sie zu erforschen.

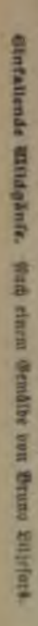
Wir haben also allen Grund anzunehmen, daß
Mitteilungsvermögen, über eine Sprache verfügen
den wir zu dem Ergebnis kommen, daß auch bei
Mitteilungsvermögen besteht. Die Möglichkeit,
zu treten, scheint mir zwar durch die sozialen Bezie
entwickelt worden zu sein; ich vermute aber, daß
ständigung eine der Voraussetzungen für die Bild
reich gewesen ist.



ihnen hervorgebrachten Lauten bestimmte Vorstellungen verknüpfen. Es deutet unzweifelhaft auf einen gesetzmäßigen Zusammenhang, daß es gerade gesellige Vögel sind, wie Papageien und Raben, welche man am leichtesten an den Menschen gewöhnt, zähmt und dressiert, zum Gehorchen auf menschliche Worte und zum Nachsprechen von Worten und Sätzen der menschlichen Sprache bringt.

Auch die Säugetiere, mit deren Zähmung der Mensch die besten Resultate erzielt hat, und welche dazu dressiert werden können, auf bestimmte Worte bestimmte Handlungen auszuführen, gehören ausschließlich zu den geselligen und herdenbildenden Tieren. Es erscheint mir unzweifelhaft, daß die Tiere, welche imstande sind, mit den verschiedenen Lauten der menschlichen Sprache so verschiedene Vorstellungen zu verbinden, wie Hunde und Pferde, die auf bestimmte Befehle gewisse Handlungen ausführen, von Natur aus ein Gehör haben müssen, das vorbereitet ist für das Erlernen einer Sprache. Mit anderen Worten, wir müssen annehmen, daß solche Tiere eine Sprache besitzen. Es wird dies auch seit jeher angenommen, man hat nie daran gezweifelt, daß das Winseln und Heulen eines Hundes Schmerz, daß sein Bellen je nach Kraft und Ausdruck Freude, Drohung und Angst verraten kann. Ich glaube, daß die Sprache der Hunde über noch viel mehr Ausdrucksmöglichkeiten verfügt. Es braucht diese Sprache ebensowenig wie beim Menschen, bei Hunden, Pferden, Antilopen und anderen Herdentieren ausschließlich aus Lauten zu bestehen. Eine große Rolle spielt in ihr jedenfalls die Fülle von Ausdrucks- und Signalbewegungen, über welche diese Tiere verfügen. Alle jene Vorgänge, die wir in den vorangehenden Abschnitten als Mittel der Mitteilung bei den Tieren besprochen haben, können Bestandteile ihrer Sprache sein. Wer einmal einen dressierten Menschenaffen, so z. B. das gegenwärtig im Frankfurter Zoologischen Garten gehaltene junge Schimpansenweibchen, beobachtet hat, wie es auf ein ganz bestimmtes gesprochenes Wort hin eine Handlung ausführt, also z. B. sich auszieht, aufs Rad steigt, das Gewehr holt, der zweifelt nicht daran, daß das Tier gelernt hat, mit dem Wort eine bestimmte Vorstellung zu verknüpfen. Noch weniger wird ein solcher Zweifel auftauchen, wenn man sieht, wie ein Hund seine Freude zu erkennen gibt, wenn man z. B. das Wort „spazierengehen" ausspricht, oder wie die Schimpanse grinst und zappelt, wenn der Wärter „spielen" zu ihr sagt. Gerade die „Sprache" der Affen ist besonders reich an Ausdrucksmitteln; wenn auch die Versuche zum Studium der Affensprache, von denen in den letzten Jahren hie und da bizarre Meldungen durch die Presse gingen, bisher nicht wissenschaftlich genug waren, um Resultate zu bringen, so ist doch nicht daran zu zweifeln, daß es möglich sein muß, sie zu erforschen.

Wir haben also allen Grund anzunehmen, daß speziell die geselligen Tiere über ein Mitteilungsvermögen, über eine Sprache verfügen. Am Schluß des nächsten Kapitels werden wir zu dem Ergebnis kommen, daß auch bei den staatenbildenden Insekten ein solches Mitteilungsvermögen besteht. Die Möglichkeit, miteinander in derartige Kommunikation zu treten, scheint mir zwar durch die sozialen Beziehungen der Tiere auf eine höhere Stufe entwickelt worden zu sein; ich vermute aber, daß die Fähigkeit zu einer gegenseitigen Verständigung eine der Voraussetzungen für die Bildung von sozialen Gemeinschaften im Tierreich gewesen ist.



Einfallende Wildgänse. Nach einem Gemälde von Bruno Liljefors.



Abb. 582. Ornament eines Gedenksteins bei Opcina im Küstenland; erfüllt von Bauten der umherschwirrenden Mauerbienen (Chalicodoma muraria). Orig. nach der Natur.

8. Kapitel.

F. Die staatenbildenden Insekten.

1. Ursprung der Insektenstaaten.

Genossenschaften, die wir mit einigem Recht als Staaten bezeichnen können, kommen im Tierreich nur bei den Insekten vor. Es ist nun sehr merkwürdig, daß sie in dieser großen Tiergruppe bei zwei Abteilungen auftreten, von denen die eine zu den niedersten, die andere zu den höchsten Insekten gehört. Wir finden Staatenbildung von größter Komplikation bei den Termiten, Tieren, welche man in der Regel den Pseudoneuropteren oder den Orthopteren einreiht. Jedenfalls handelt es sich um Insekten mit unvollkommener Metamorphose, welche auch in ihren gesamten Bauverhältnissen sich deutlich als niedere Insekten erweisen. Außerdem kommen Staatenbildungen nur bei den Hymenopteren vor, den Bienen, Wespen und Ameisen; es sind dies Insekten mit vollkommener Metamorphose und einer in jeder Beziehung hochdifferenzierten Organisation. Die geringen Ansätze zur Bildung von Genossenschaften, die wir z. B. früher bei den pilzzüchtenden Borkenkäfern (vgl. S. 60ff.) kennen lernten, brauchen wir hier gar nicht zu berücksichtigen.

Am besten gehen wir zur Betrachtung der Insektenstaaten von den Bienen aus, bei denen noch gegenwärtig existierende Formen uns die Stufenleiter andeuten, auf der sich das Staatenleben bei diesen Insekten entwickelt haben mag. Unzweifelhaft steht die Staatenbildung in einem engen Zusammenhang mit den Brutpflegegewohnheiten. Das Pflegen und Unterbringen der Brut am geeigneten Platze, die Sammeltätigkeit zum Zweck der Bruternährung und die Baukunst, welche sich beim Verfertigen der Nester zeigt, sind die Eigenschaften, welche wir zwar schon bei solitären Insekten in hoher Vollkommenheit kennen gelernt haben, welche aber bei den sozialen Formen eine immer höhere Ausbildung erfahren. Wir haben im Kapitel über Brutpflege die Sammelmethoden der solitären Wespen bereits besprochen und werden später auf die engen Beziehungen zu den Gewohnheiten der sozialen Wespen zurückkommen. Wir haben uns damals die Betrachtung der Lebensgewohnheiten solitärer Apiden aufgehoben, um sie im Zusammenhang des vorliegenden Kapitels zu erörtern.

Auf der ganzen Erde sind bisher über 8000 Bienenarten beschrieben worden. Fast alle sind solitäre Formen, und nur ganz wenige Gattungen bilden Staaten. Wie wir das von der Mehrzahl der andern Tiere schon kennen gelernt haben, so führen auch diese soli-

tären Bienen ein absolut einsames Leben. Sie mögen nebeneinander fliegen, sammeln, bauen, sie bleiben in tiefster Einsamkeit; keine Beziehungen knüpfen sich zwischen ihnen an außer jenen, welche zur Fortpflanzungszeit auf kurze Minuten oder Stunden die Männchen und Weibchen miteinander vereinigen. Ja selbst die Nachkommenschaft, für welche die Mutter eine solche unendliche Fülle von Fleiß, Arbeit und Sorge aufwendet, lernt sie in der Regel überhaupt nicht kennen, da sie vor deren Ausschlüpfen bereits selbst gestorben ist.

Eine solche solitäre Biene wollen wir bei ihren Tätigkeiten beobachten, ehe wir das Leben der vermittelnden und der ausgesprochen sozialen Formen betrachten. Wenn das Korn heranwächst, dann kann man auf unsern Feldern eine mittelgroße dunkle Biene umherfliegen sehen, welche in den Erdboden eine kleine Grube wühlt. Es ist das Osmia papaveris, die Mohnbiene. Sie verfertigt eine senkrecht in den Boden sich erstreckende, etwa urnenförmige Höhle von zirka 2 cm Tiefe. Sie wühlt sich in den Boden ein und schafft die Erde aus dem entstehenden Raum mit ihren Mandibeln heraus. Ist die Grube geformt und geglättet, so putzt die Biene aufs sorgfältigste ihren Körper ab und erhebt sich in die Luft, um den Feldern zuzufliegen. Dort wird sie von den weithin leuchtenden Blütenblättern des roten Mohns angezogen. Sie setzt sich auf eine Blüte rittlings an den Rand eines Blumenblattes. Dann beginnt sie mit ihren Kiefern wie mit einer Schere sorgsam ein annähernd kreisförmiges Stück aus dem letzteren herauszuschneiden. Hat sie es losgetrennt, so packt sie es mit ihren Kiefern und gleichsam darauf reitend, schwirrt sie durch die Luft, von ihrem wunderbaren Ortssinn geleitet, zu der vorher gegrabenen Urne zurück. Dort verwendet sie das Blatt als Wandbekleidung. Sie fliegt nun hin und wieder, bis sie genügend solche Blattstücke eingesammelt hat, um das ganze Innere der Höhlung auszutapezieren. Hat sie nun ihre Kinderwiege in dieser Weise mit schönen roten Polstern versehen, so macht sie sich daran, den Nahrungsvorrat einzutragen. Wieder erhebt sie sich in die Luft, wieder fliegt sie zu den Feldern, aber nun ist es ein anderes Farbensignal, welches ihre Flugrichtung bestimmt. Sie summt nun zu den blauleuchtenden Blüten der Kornblume hin. Hier sammelt sie zunächst mit Hilfe ihres Sammelapparates den gelben Pollen und trägt eine Portion nach der andern in die Nestgrube. Sie bürstet sie dort aus ihrem an der Bauchseite befindlichen Haarkleid (vgl. S. 112) heraus und legt eine Lage nach der andern auf den Boden der Grube nieder. So entsteht allmählich ein ganzer Kuchen aus Pollen. Auf ihm breitet dann die Mohnbiene eine Schicht von Honig aus, den sie ebenfalls aus den blauen Kelchen der Kornblume gesogen hat. Ist alles so weit vorbereitet, so legt sie auf die Oberfläche des Honigs ein einzelnes Ei ab, welches auf jenem klebt. Dann faltet sie die oberen Enden der Mohnblätter über der Wiege oder Kinderstube zusammen, so daß sie gleichsam einen roten Vorhang oder ein Gewölbe bilden, welches die Erde abhält, auf Brut und Brutnahrung zu stürzen und das sich entwickelnde junge Leben zu ersticken. Denn mit Sorgfalt schaufelt nun die Mutter die Mündung der Bruthöhle zu, wobei sie kaum etwas von der früher herausgearbeiteten Erde als Material verwendet, glättet den Boden, so daß kein Feind ahnt, welch kostbaren Schatz sie hier verborgen hat. Dann fliegt sie weiter, um an einer andern Stelle die ganze Bautätigkeit von neuem zu beginnen und noch eine und in der Aufeinanderfolge mehrere solche Urnen zu bauen, die wir auch als Zellen bezeichnen.

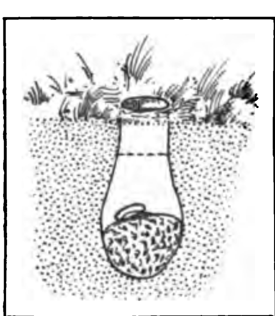


Abb. 583. Nest von Osmia papaveris. Nat. Größe. Nach v. Buttel-Reepen.

In jeder verlassenen Zelle, zu der die Mutter niemals wieder

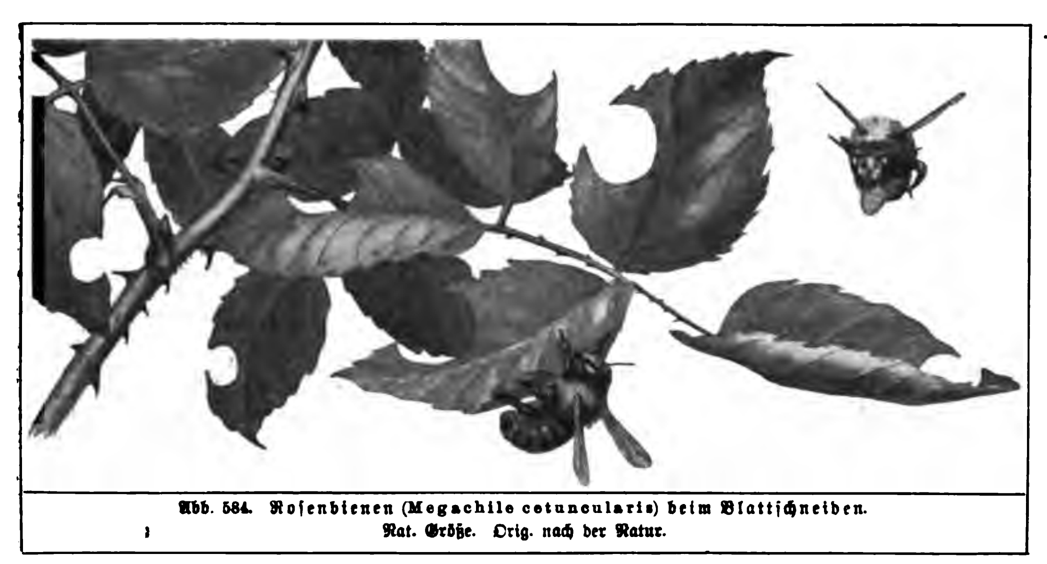


Abb. 584. Rosenbienen (Megachile cetuncularis) beim Blattschneiden.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

zurückkehrt, schlüpft wenige Tage, nachdem sie geschlossen worden ist, eine kleine weißliche Larve, eine Made, aus. Dieselbe schlürft zunächst den flüssigen Honig, frißt dann den Kuchen von Blütenstaub, und wenn 14 Tage vergangen sind, ist sie so weit herangewachsen, daß sie zur Verpuppung schreiten kann. Die Mutter hat gerade die hinreichende Menge von Nahrung zusammengetragen, welche notwendig ist, um das Wachstum bis zur Verpuppung zu bestreiten. Die Larve spinnt sich bei der Verpuppung einen Kokon aus feinem Seidengewebe, in dem sie etwa einen Monat verweilt. Dann kriecht eine junge Biene aus, ein Männchen oder ein Weibchen; dieselben können sich sofort in die Luft erheben. Es findet Begattung statt, und das Weibchen beginnt die gleiche Tätigkeit, die wir bei seiner Mutter kennen gelernt haben. So kann im selben Jahr in warmem Klima bei manchen Arten noch eine weitere Generation erzeugt werden oder, wenn die Jahreszeit zuweit vorgeschritten ist, findet Überwinterung statt; das ist bei uns und



Abb. 585. Die Rosenbiene (Megachile cetuncularis) beim Austapezieren ihres Schachtes. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

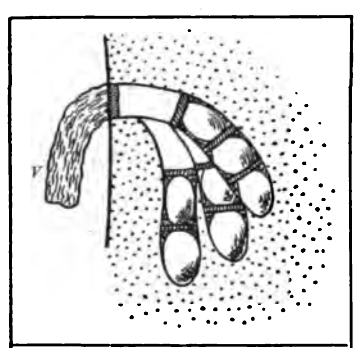


Abb. 586. Bau von Anthophora parietina mit mehreren Zellenreihen und einem röhrenförmigen Vorbau V. Nat. Größe. Nach Friese.

speziell bei der Mohnbiene immer der Fall. Im nächsten Frühjahr oder Sommer zur rechten Zeit, wenn Mohn und Kornblume blühen, erscheint dann die Mohnbiene wieder.

Eine ähnliche Bau- und Sammeltätigkeit üben viele solitäre Bienen aus. So schneidet die Rosenbiene (Megachile cetuncularis) Stücke aus Rosenblättern heraus, um sie in gleicher Weise wie die Mohnbiene zum Neste zu tragen und zum Austapezieren der Zellen zu verwenden. Viele von uns haben vielleicht gelegentlich an Rosenhecken an den grünen Blättern eigentümliche kreisförmige Ausschnitte beobachtet, deren Ränder so glatt sind, als wären sie mit einer scharfen Schere geschnitten. Abbildung 584 zeigt, in welcher Weise die Rosenbiene an den Rosenblättern arbeitet. Ihr Bau unterscheidet sich aber in einem wesentlichen Punkte von dem der Mohnbiene. Er ist als langer röhrenförmiger Stollen in die Erde getrieben, 8—10 cm lang. Er erhält nun nicht etwa nur eine einzelne Zelle, sondern eine ganze Reihe von solchen, er stellt ein sogenanntes lineares oder reihenförmiges Nest dar. Die Zellen sind aus kreisrunden Blattstückchen gebaut, die sich so übereinander decken, daß keine Spalten offen bleiben, und welche eine äußere und innere Hülle bilden. Jede Zelle ruht mit ihrem abgerundeten unteren Ende auf dem flachen oberen der vorigen oder steckt etwas in derselben. Jede Zelle ist von der nächsten durch eine Lage von geschnittenen kreisförmigen Rosenblattstückchen (meist etwa 8) getrennt. In jeder findet sich der nötige Honig- und Pollenvorrat für das in ihr abgelegte Ei, und in jeder können wir später eine heranwachsende Larve, dann eine Puppe im Kokon nachweisen, und aus jeder arbeitet sich bei normaler Entwicklung eine junge Rosenblattbiene heraus. Solche Reihenbauten werden von vielen Osmia-Arten (vgl. Abb. 473 S. 582) und anderen solitären Bienen angefertigt. Wir haben früher schon von solchen gesprochen und erwähnt, daß sie auch oft in hartem Material, wie Holz, Lehm, Löß, Ton angefertigt werden, und daß dann gekautes Holzmehl oder das entsprechende mineralische Material dazu dient, um die einzelnen Zellen gegeneinander abzuschließen. Die Arten der Gattung Colletes tapezieren die Zellen ihrer Linienbauten mit einer feinen in häutigen Lagen abgesonderten Substanz aus, welche auch die Zwischenwände zwischen den einzelnen Zellen bildet. Sie besteht wahrscheinlich aus dem Speichelsekret dieser Bienen, welches sie mit ihren kurzen, breiten Zungen wie mit einem Pinsel ausstreichen, und welches an der Luft erhärtet.

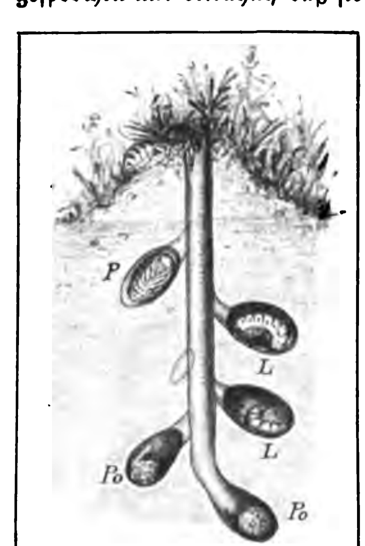


Abb. 587. Schachtbau der Erdbienen (Andrena). P Puppe, L Larve, Po Pollenklumpen. Nach Kraepelin, Biologie.

Bei manchen Solitären finden wir nun gewisse Komplikationen der ganzen Bauanlage. So sind die röhrenförmigen Linienbauten, welche Anthophora parietina anlegt, verzweigt. An einen Hauptgang, dessen Hintergrund von Zellen ausgefüllt ist, schließen sich verschiedene in spitzem Winkel abgehende Zweiggänge an, die ebenfalls mit Zellen erfüllt werden (Abb. 586). Bei anderen Arten, z. B. Andrena-Arten, werden die Zellen an kurzen Seitengängen eines Hauptschachtes angelegt (Abb. 587). Ansätze zu einer gewissen Gemeinschaft im Leben können wir bei manchen

Arten von Panurgus und Halictus feststellen, bei denen an einem gemeinsamen Flugkanal verschiedene Weibchen ihre Zellenreihen anbringen. Hier haben doch die einzelnen Weibchen bei der Bautätigkeit eine gewisse Gelegenheit, miteinander in Beziehung zu treten. Sie müssen einander ausweichen, sie müssen sich bis zu einem gewissen Grade untereinander erkennen, sie müssen das Nest der Nachbarin sehr sorgfältig von dem eigenen unterscheiden. Bei den Mörtelbienen (Chalicodoma muraria), deren Nester oft in dicken Klumpen beieinander sitzen, bauen die Weibchen, nachdem jede ihre Zellen in Reihen nebeneinander angelegt hat, zum Schluß gemeinsam eine Schutzdecke, welche über mehrere Nester reicht (Abb. 582 S. 703 und Abb. 588). Die Beziehungen zwischen den Kolonisten pflegen aber nicht allzu friedliche zu sein. Ähnlich müssen diejenigen Formen aufeinander angewiesen sein, die wir oft in ungeheuren Kolonien eine Löß- oder Lehmwand bewohnen sehen. Da ist oft jeder Zentimeter der senkrechten Wand von einem Nesteingang besetzt (vgl. Abb. 472 S. 581). Bei solchen großen Kolonien, z. B. von Andrena ovina, Anthophora u. a., können wir manchmal erste Äußerungen eines sozialen Instinktes beobachten. Wir sehen da oft die sämtlichen Bienen einer solchen Kolonie sich zu einem Schwarm vereinigen, der mit wildem Summen auf einen etwaigen Eindringling losstürzt und ihn zu vertreiben sucht. So erinnere ich mich, in einem Hohlweg in der Nähe der Stadt Mexiko durch die gemeinsame Aktion einer Kolonie von solitären Bienen sehr in der Beobachtung behindert worden zu sein.



Abb. 588. Ziegel vom Wohnsitz des Entomologen Fabre in Sérignan, Südfrankreich, bedeckt mit Nestern von Chalicodoma pyrenaica. Oben ein großer Nestkomplex, gemeinsam von mehreren Weibchen mit einer Lehmhülle bedeckt. Unten aufgebrochene Bauten, den Bauplan eines einzelnen Weibchens zeigend. Oben am Komplexbau einzelne Zellen nachträglich von Osmia-Arten bezogen und dann mit Lehmpfropfen verschlossen. Verkl. 1/5. Orig. nach der Natur.

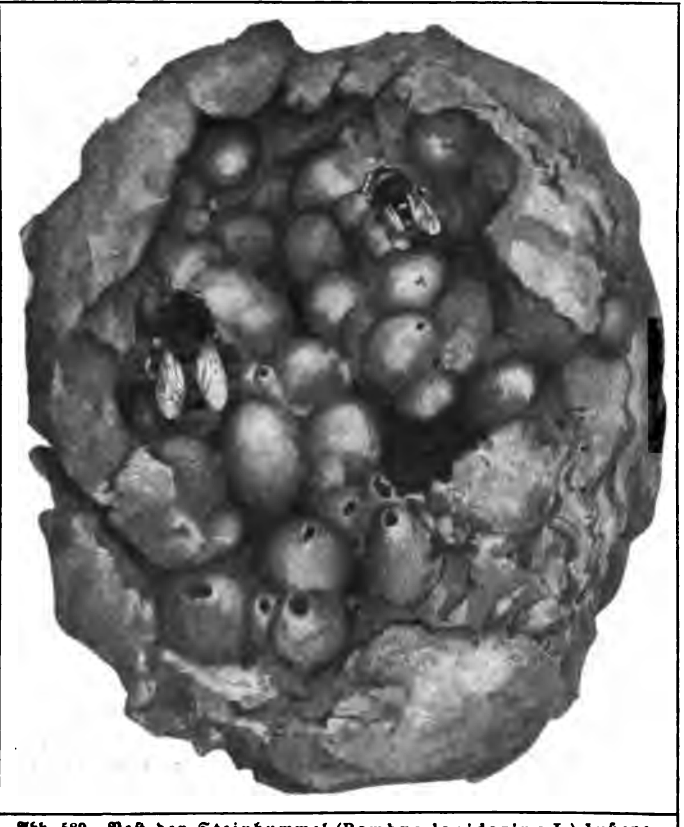
Einen gewissen Anklang von sozialem Verhalten können wir auch bei den Holzbienen aus der Gattung Xylocopa (vgl. S. 583 u. Abb. 474) sowie bei Halictus morio feststellen, bei denen die im Herbst aus den Zellen geschlüpften Tiere vielfach in ihren Bauten oder in andern Höhlungen in größerer Zahl gemeinsam überwintern. Noch mehr dürfen wir aber eine Überleitung zu der Lebensweise sozialer Formen in dem Verhalten von Halictus quadricinctus erblicken. Dieses Tier baut eine größere Anzahl von Zellen, welche nebeneinander gelagert sind. Die Zeit, die es zur Errichtung des ganzen Baues braucht, ist so lange, daß aus den ersten Zellen die jungen Tiere bereits ausschlüpfen, wenn an den letzten Zellen noch gebaut wird. So ist eine Möglichkeit zu einem Kontakt zwischen Mutter und Kind gegeben, welcher aber bei dieser Form noch zu keinen weiteren Konsequenzen führt. Wichtiger ist vielleicht die Tatsache, daß manche Solitäre die verschlossenen Zellen nachträglich wieder öffnen, um den etwa erschöpften Nahrungsvorrat zu ergänzen. Das tut z. B., wie wir bereits früher erwähnt haben, die Raubwespe Bembex.

2. Der Hummelstaat.

Alle jenen Instinkte, die wir bei der Bautätigkeit, dem Sammeln von Nahrung, der Versorgung der Brut, beim Finden des Wegs usw. an den Solitären bewundern mußten, finden wir bei den sozialen Insekten wieder. Ja, sie stellen die Grundlage für die Entwicklung der Staatenbildung dar. Einen direkten Übergang von den Solitären zu den sozialen Bienen stellen die Hummeln dar. Bei den einheimischen Arten der Gattung Bombus sind die Weibchen während eines Teiles ihres Lebens solitäre Tiere. Den Winter überstehen nur befruchtete junge Weibchen. Diejenigen Hummeln, welche wir an den ersten sonnigen Frühlingstagen um die ersten Frühlingsblumen herumschwirren sehen, sind solche Weibchen, welche aus dem Winterversteck hervorgekommen sind. Sie führen zunächst genau das Leben wie solitäre Bienen. Ein solches befruchtetes Weibchen, welches man auch als Königin bezeichnet, sucht zunächst einen geeigneten Platz zum Nestbau. Sie findet ihn etwa in einem verlassenen Mauseloch, in der Wölbung unter den Wurzeln eines alten Baumes, unter einem ländlichen Bretterboden. Dort beginnt sie zunächst mit dem Bau der ersten Zelle. Hier begegnen wir zum ersten Male der Verwendung von Wachs beim Bau von Zellen. Die Hummeln besitzen ähnlich, wie wir das früher von anderen Insekten kennen gelernt haben, wachsproduzierende Drüsen, und zwar liegen diese hauptsächlich an der Rückenseite, an der Grenze zwischen den einzelnen Segmenten. Dieses Wachs wird bei den Hummeln mit Harz, das sie an Bäumen sammeln, gemischt zum Bau der Zellen verwendet. Die Königin baut also zunächst eine erste flache, offene, nicht sehr kunstvolle Zelle, in welche sie zuerst ein Gemisch von Honig und Pollen einträgt und dann Eier ablegt. In die Zelle werden in der Regel 3—7, ausnahmsweise aber bis 24 Eier abgelegt. Die heranwachsenden Larven nehmen sich gegenseitig Raum und Nahrung weg, und obwohl die Zelle, was sehr bemerkenswert ist, von der Mutter wieder geöffnet wird, um den Larven nachträglich Futter zu liefern, sind die entstehenden Kokons mit ihren Puppen alle auffallend klein. Eine ganze Anzahl der Larven ist überdies zugrunde gegangen. Aus den Kokons der lebend gebliebenen schlüpfen nun als erste Nachkommen der Königin auffallend kleine Weibchen. Im Körperbau unterscheiden sie sich nicht von der Königin. Sie sind zu allen Leistungen, die die Königin bisher ausgeführt hat, befähigt, aber sie gelangen nicht zur Fortpflanzung. Ihre Ovarien bleiben in der Entwicklung zurück In der jungen Gemeinschaft in dem Hummelnest gibt es zunächst nur Weibchen. Jene kleinen Weibchen, die man auch als Hilfsweibchen bezeichnet, um sie nicht mit den körperlich von den Königinnen unterschiedenen Arbeiterinnen der Honigbienen zu verwechseln, beginnen alsbald die Königin bei ihrer Tätigkeit zu unterstützen. Da zur Zeit ihrer Geburt keine Männchen vorhanden sind, werden sie nicht befruchtet. Die Brunst erlischt alsbald bei ihnen; trotzdem regen sich sofort die normalen Brutpflegeinstinkte. Sie fliegen aus, sie übernehmen das Einsammeln von Nahrung, das Bauen der Zellen, das Füttern der Königin selbst und ihrer weiteren Nachkommenschaft. In dem Nest vermehrt sich die Zahl der Zellen. Es werden Brutzellen gebaut, die von jetzt an immer nur mehr wenigen oder gar nur einer Larve als Herberge dienen; wird die Kolonie größer, so sind Vorratsgefäße notwendig. Vielfach werden die leeren Kokons nach dem Ausschlüpfen der Hummeln zur Honigaufspeicherung verwendet, auch bauen die Hummeln aus Wachs und Harz besondere Honigtöpfe und sogenannte Pollenzylinder. Je größer das Volk wird, um so mehr sind solche Vorräte für Perioden schlechten Wetters vonnöten. Die Königin bleibt jetzt ganz in ihrem Bau, ihre Tätigkeit besteht nur mehr im Eierlegen.

Die Ernährungsverhältnisse und die Pflege der Nachkommenschaft werden mit der Zu-

nahme der Menge von Hilfsweibchen immer günstiger, und so treten denn im Verlauf des Sommers gegen den Herbst hin Weibchen auf, die immer mehr in allen Eigenschaften der Königin gleich sind. Sie sind auch befruchtungsfähig, und eine Anzahl von ihnen gelangt auch zur Befruchtung. Denn nunmehr erscheinen auch Männchen. Dieselben entfernen sich bald aus den Nestern und beteiligen sich nach den meisten Beobachtern in keiner Weise an den Arbeiten des Staates. Sie bummeln in der Nähe der Nester umher, suchen sich Honig und Pollen in den Blumen, kehren auch nachts nicht in den Stock zurück, sondern übernachten vielfach in Glockenblumen und an anderen geschützten Orten. Wenn befruchtungsfähige Weibchen entwickelt sind, fliegen auch diese aus und werden im Flug von den Männchen begattet. Nach der Befruchtung sterben die Männchen sehr bald ab. Von den befruchteten Weibchen weiß man nicht genau, ob sie ins Nest zurückkehren, sich in der freien Natur herumtreiben oder sofort ins Winterquartier gehen. Jedenfalls gehen mit den Herbststürmen alle übrigen Insassen eines Hummelstaates zugrunde; also — außer sämtlichen Männchen alle Hilfsweibchen und die Königin. Nur die befruchteten jungen Weibchen überleben den Winter, wobei sich oft größere Gesellschaften derselben in dem ausgestorbenen Nest oder in einem anderen Versteck versammeln.


Abb. 589. Nest der Steinhummel (Bombus lapidarius L.) äußere Wachshülle teilweise entfernt. Links Königin; rechts Hilfsweibchen. Verkl. $^4/_5$. Etwas abgeändert nach v. Buttel-Reepen.

So begründet also in jedem Frühjahr ein befruchtetes Weibchen als solitäres Tier den einjährigen Hummelstaat. Derselbe entwickelt sich höchstens bis zu einer Individuenzahl von 3—400. In subtropischen Gegenden scheinen die Hummelstaaten zu perennieren. So wird berichtet, daß z. B. schon in Korsika ein Hummelstaat den Winter zu überstehen vermag. Umgekehrt ist bei gewissen arktischen Hummeln, so z. B. bei Bombus kirbyellus Curt., noch nie eine Kolonie gefunden worden, so daß wir wohl annehmen dürfen, daß sie unter dem Einfluß des nordischen Klimas noch ihr ganzes Leben als Solitäre verbringen.

Überblicken wir kurz die Besonderheiten des Hummelstaates, so müssen wir feststellen, daß die Fortschritte gegenüber den Solitären erstens einmal im Bau der Tiere selbst begründet sind. Die Einrichtungen zum Sammeln von Honig, Pollen und Harz stehen bei ihnen auf einer recht hohen Stufe. Dazu kommt noch, daß sie in den Wachsdrüsen ein arbeitsparendes, besonders günstiges Baumaterial selbst produzieren. Vor allem aber er=



Abb. 590. Unterirdisches Nest von *Vespa germanica*. Erde ausgegraben, Eingangsröhre sichtbar, Hüllen teilweise abgetragen, um die Waben sichtbar zu machen. Verkl. $^1/_{10}$. Orig. nach der Natur.

heben sie sich in ihren Instinkten über die Solitären. Zwar ist die Kunst bei ihrer Bautätigkeit nicht sehr viel bedeutender, als wir sie bei den Solitären kennen gelernt haben. Die Raumausnützung, die Verwendung des Materials und der Aufwand an Arbeit ist verschwenderisch. Der Bau der ersten Zelle und die Brutversorgung in ihr gemahnt sehr an die Verhältnisse bei den solitären Insekten, während die Tatsache des späteren Nachfütterns und die Anlage der späteren Zellen, in welche zuerst die Eier hineingelegt und dann die Nahrung eingefüllt wird, uns schon vollkommen an die Methode der höheren sozialen Formen erinnert. Ebenso muß die Tatsache beurteilt werden, daß wir eine Königin und sie unterstützende, mit ihr in sozialer Arbeit zusammenwirkende Hilfsweibchen vorfinden. Von letzteren können wir hervorheben, daß sie parthenogenetisch sich fortzupflanzen vermögen. Wenn sie begonnen haben, Eier zu legen, vielleicht aber auch ohne dies, fühlen sie sich offenbar als vollkommen zum Nest gehörig.

Die wichtigsten Fortschritte im Hummelstaat betreffen aber das soziale Zusammenwirken der Individuen. Man hat vielfach gegenseitige Hilfeleistung der Hummeln beobachtet, während sie z. B. die Kokons unter Aufsicht halten, bis die in ihnen enthaltenen Puppen zum Ausschlüpfen bereit sind. Dann machen sich mehrere Individuen daran, durch Öffnen der Kokons die ausschlüpfende Hummel zu befreien. Auch an einer Zelle kann man mehrere Individuen gemeinsam bauen sehen. Am merkwürdigsten ist aber die Tatsache, daß einzelne Individuen durch Arbeitsteilung bestimmte Verrichtungen für die Gesamtheit

allein übernehmen. So kann man feststellen, daß gewisse Hilfsweibchen nur die Arbeit der Pflege der Larven, andere die Bautätigkeit, wieder andere das Ausfliegen und Einsammeln von Vorräten und Baumaterial übernehmen. Ganz merkwürdig sind die Beobachtungen, welche über den sogenannten „Trompeter" der Hummeln gemacht worden sind. Nur bei sehr starken Völkern und nur bei unterirdisch bauenden Arten kann man morgens in aller Frühe, im Sommer zwischen $^1/_2$4 und 4 Uhr, ein Individuum beobachten, welches auf dem Dach des Nestes sitzt und dort ein kolossales Gebrumme aufführt. Natürlich sind die volkstümlichen Auslegungen, welche man dieser Erscheinung gegeben hat, nicht richtig; man glaubte, es handle sich um eine Art von Torwächter, der die ganze Stadt wach trompetet. In Wirklichkeit haben wir in dem Trompeter einen Ventilator zu erblicken, welcher durch sein emsiges 30 bis 60 Minuten währendes Flügelschlagen einen Luftstrom aus dem Nest herauswirbelt. Dieser dient zur Ventilation des Stockes, er fördert die schlechten Gerüche, schädliche Gase, heiße Luft aus dem Nest heraus und bewirkt durch Verringerung des Wasserdampfgehaltes eine Kondensation des Honigs. Wir werden ähnliche Einrichtungen später bei den Honigbienen und in einem etwas anderen Sinne bei den Termiten zu erwähnen haben.

3. Der Staat der Wespen und Meliponinen.

Eine etwas höhere Stufe des sozialen Lebens als bei den Hummeln finden wir bei den Wespen. Die sozialen Faltenwespen, wie sie wegen ihrer zusammenfaltbaren Flügel genannt werden, sind ebenso wie die früher besprochenen solitären Faltenwespen räuberische Tiere. Die erwachsenen Individuen allerdings ernähren sich vielfach von Blütenprodukten, die Larven werden jedoch nur kurze Zeit mit solchen ernährt, um dann später mit erbeuteten Insekten, hauptsächlich Fliegen, gefüttert zu werden. Somit fallen die Wespen einigermaßen aus der Reihe heraus, die uns innerhalb der Bienen die allmähliche Vervollkommnung der Staatenbildungen zeigt. Wir besprechen sie aber an dieser Stelle hier, weil, wie wir gleich nachher sehen werden, eine Gruppe der Bienen über ganz entsprechende Staatsformen verfügt. Wie bei den Hummeln so ist auch bei den Wespen unserer Heimat der Staat nur einjährig. Nur die befruchteten Weibchen überwintern, je eine von ihnen gründet im Frühling den neuen Staat. In ihm finden wir nach einiger Zeit Hilfsweibchen, welche ebenfalls zur Parthenogenesis befähigt sind wie bei den Hummeln. Während des Sommers nimmt die Volkszahl zu, die zahlreichen Gehilfinnen vergrößern den Bau, sorgen für bessere Unterbringung der Brut und für deren ausreichende Fütterung. Und so sehen wir denn, im August etwa, aus größeren Zellen Männchen und befruchtungsbedürftige Weibchen auskriechen. Hochzeitsflug, Absterben der Männchen, Arbeiterinnen und alten Königinnen, all das vollzieht sich in ganz entsprechender Weise wie bei den Hummeln. Die meisten Wespenstaaten werden nicht sehr volkreich. Im Durchschnitt finden wir in einem Wespennest nur ein paar Dutzend (Polistes) bis Hundert (Vespa) Individuen. Größere Kolonien können 500—600 Insassen beherbergen; von Buttel-Reepen hat einmal in einem besonders großen Nest von Vespa germanica 3900 Bewohner gezählt. Bei dieser Art kommen sogar 5, 6—10000 Individuen in einer Kolonie vor. Von all diesen Individuen bleibt keines über den Winter am Leben, und im Bau findet man nur eine kleine Schar von befruchteten Weibchen, die sich eventuell dorthin ins Winterquartier zurückgezogen haben, die aber auch in anderen Verstecken den Winter überstehen können. In einem in voller Entwicklung befindlichen Wespenstaat findet man eine oder mehrere Königinnen.

Besonders charakteristisch für die sozialen Wespen sind die von ihnen ausgeführten kunstvollen Bauten. Sie fertigen dieselben aus gekauter Holzmasse. So kann man sie denn immer an Stücken morschen Holzes, Baumstümpfen, Zäunen, Brettern nagen sehen, worauf sie die gekaute Holzmasse an ihren Nistplatz tragen. Dort verwenden sie sie zum Bau, indem sie sie in dünnen Lagen unter stetem Bearbeiten und Kneten mit den Kiefern anlegen. Die so entstehenden Baubestandteile sind in der Hauptsache dünne Blätter oder Lamellen, dazwischen finden sich stützende und festigende Säulen von größerer Dicke. Die durch den klebrigen Speichel der Wespen verkittete Holzmasse entspricht genau derjenigen Substanz, auf welcher unsere Zeitungen gedruckt werden. Das Holzpapier wird ebenfalls aus fein zerkleinertem Holz, welches durch ein Bindemittel zusammengehalten wird, hergestellt. Die Substanz der Wespennester ist, da sie nicht wie das Zeitungspapier einem Bleichungsprozeß unterworfen wurde, grau oder braun. Nach der Farbe kann man oft vielfach noch an einem alten Nest erkennen, von welcher Baumart das Bauholz herrührte. Hornissennester aus Pappelholz z. B. sind ganz hellgrau-weiß, während die viel häufigeren braunen Hornissennester meist aus Eichenholz angefertigt sind.

Abb. 591. Nest von Polistes gallica L., der Feldwespe, mit offenen und Puppen enthaltenden geschlossenen Zellen, an einem überhängenden Stein. Nat. Größe. Orig. nach der Natur

Wenn die Königin im Frühjahr die Kolonie gründet, so baut sie zunächst eine meist gestielte rundliche Zelle an einer Unterlage. Diese Zelle pflegt kleiner zu sein als die späteren. Der Anfang des Baues zeigt also noch nicht jene Vervollkommnung, welche den Wespenbau über den Hummelbau erhebt. Der Wespenbau ist mit viel größerer Materialersparnis angelegt als jener. Die einzelnen Zellen sind sechseckig und stoßen zu je drei in einer Kante aneinander. So nehmen sie denn auch bei genügender Größe den möglichst geringen Raum ein. Die einfachsten Wespenbauten bestehen aus einer einzigen, zu einer oft schief stehenden Wabe angeordneten Lage von Zellen. Es ist das bei den Wespen der Gattung Polistes der Fall, den sogenannten Feldwespen, deren kleine einfache Nester man vielfach an Feldkreuzen, Grenzsteinen, Felswänden, trocknen Abhängen oder auch an Häusermauern beobachten kann. Eine solche Polistes-Kolonie, die ein so kleines Haus bewohnt, kann natürlich nie sehr individuenreich sein. Die Arten der Gattung Vespa bauen Nester, welche aus mehreren senkrecht übereinander angeordneten Waben bestehen. Sie sind bald frei an Baumästen aufgehängt, bald sind sie in Erdlöchern, Baumhöhlen oder sonstigen natürlichen Wohnräumen verborgen. Auch hier beginnt der Nestbau, nachdem die von der Königin errichteten ersten Zellen Hilfsweibchen aus sich haben hervorgehen lassen, mit der Errichtung einer flachen Wabe. Senkrecht unter dieselbe wird beim weiteren Wachstum des Stockes eine weitere Wabe angehängt, und so können noch 6—10 und mehr Waben aufeinanderfolgen. Sie alle bestehen aus zahlreichen hexagonalen Zellen, deren Öffnungen nach unten gekehrt sind. Es müssen also die in die Zellen gelegten Eier an der Wand der Zelle befestigt werden, und auch die Larven sind mit Anklammerungsapparaten versehen, welche es verhüten, daß sie aus den Zellen herausfallen,

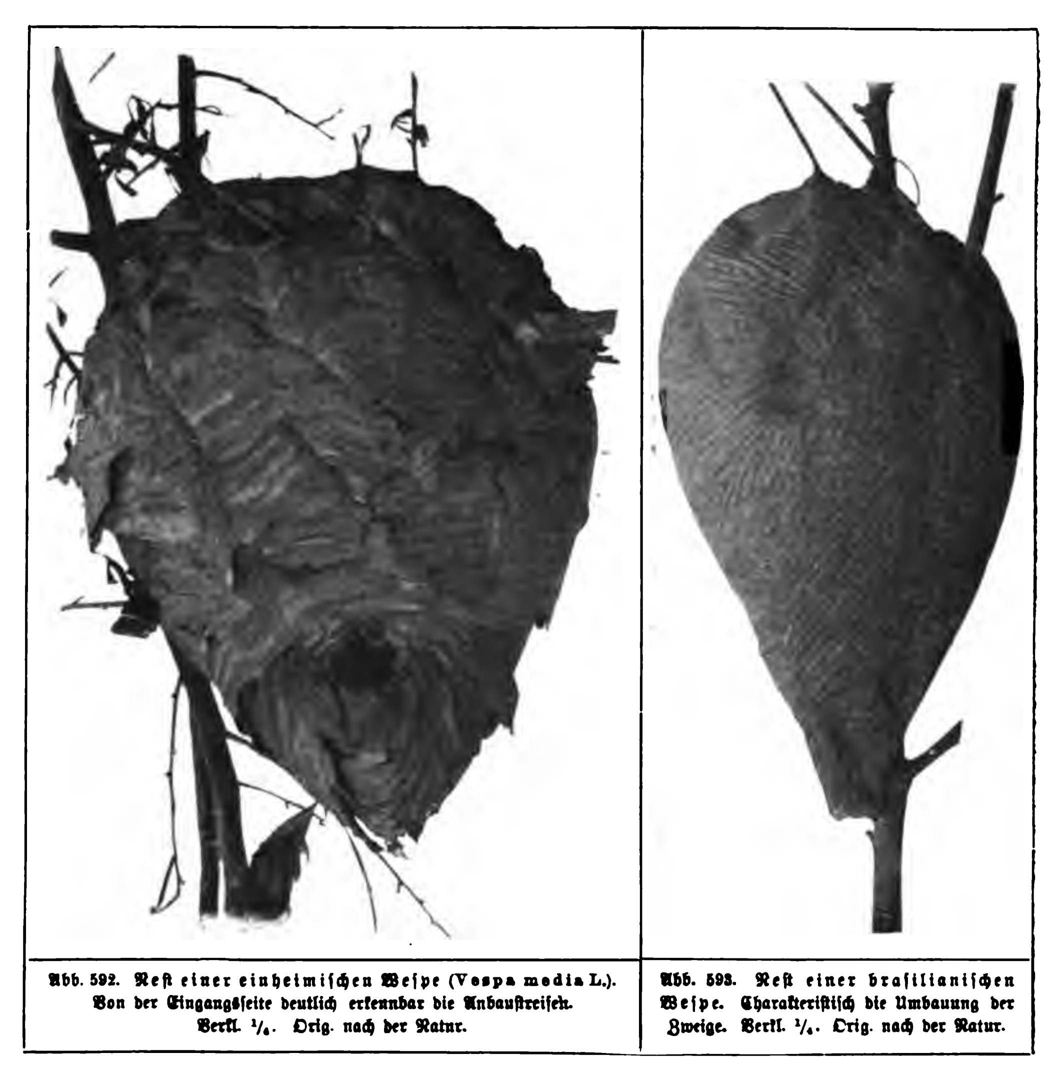


Abb. 592. Nest einer einheimischen Wespe (Vespa media L.). Von der Eingangsseite deutlich erkennbar die Anbaustreifen. Verkl. 1/4. Orig. nach der Natur.

Abb. 593. Nest einer brasilianischen Wespe. Charakteristisch die Umbauung der Zweige. Verkl. 1/4. Orig. nach der Natur.

wenn sie mit dem Kopf nach unten in ihnen hängen und auf die Hilfsweibchen warten, welche ihnen draußen gesammelte Nahrung zutragen. Die einzelnen Waben sind untereinander durch Pfeiler aus Papiermasse verbunden (Abb. 594), und ebensolche Masse hängt die freischwebenden Nester an der Unterlage auf. Diese vielwabigen Wespennester sind stets von äußeren Hüllen umgeben, welche ebenfalls aus Papiermasse angefertigt werden. Sie umgeben in einigem Abstand von den Waben das ganze Nest und geben diesem ein birn- oder ballonförmiges Aussehen. Indem diese Hüllen nach unten sich verengern, bilden sie den vielfach röhrenförmigen Eingang (Abb. 592 und 593). Solcher Hüllen werden stets mehrere, eine um die andere angelegt. Sie haben einen gewissen Abstand voneinander und sind vielfach durch Querbälkchen miteinander verbunden. Die zwischen ihnen eingeschlossene ruhende Luft bildet einen vorzüglichen Wärmeschutz. Tatsächlich steigt auch die Temperatur im Wespennest hoch über die Außentemperatur. Während das Nest wächst, müssen die zu klein werdenden zuerst gebauten Nesthüllen immer wieder abgebrochen und durch neue außen angesetzte Hüllen ersetzt werden. Auch die Aufhängung der frei hängenden Nester verlangt zeitweise Verstärkung. Exotische Wespen bauen vielfach nicht so zarte zerbrechliche Nester

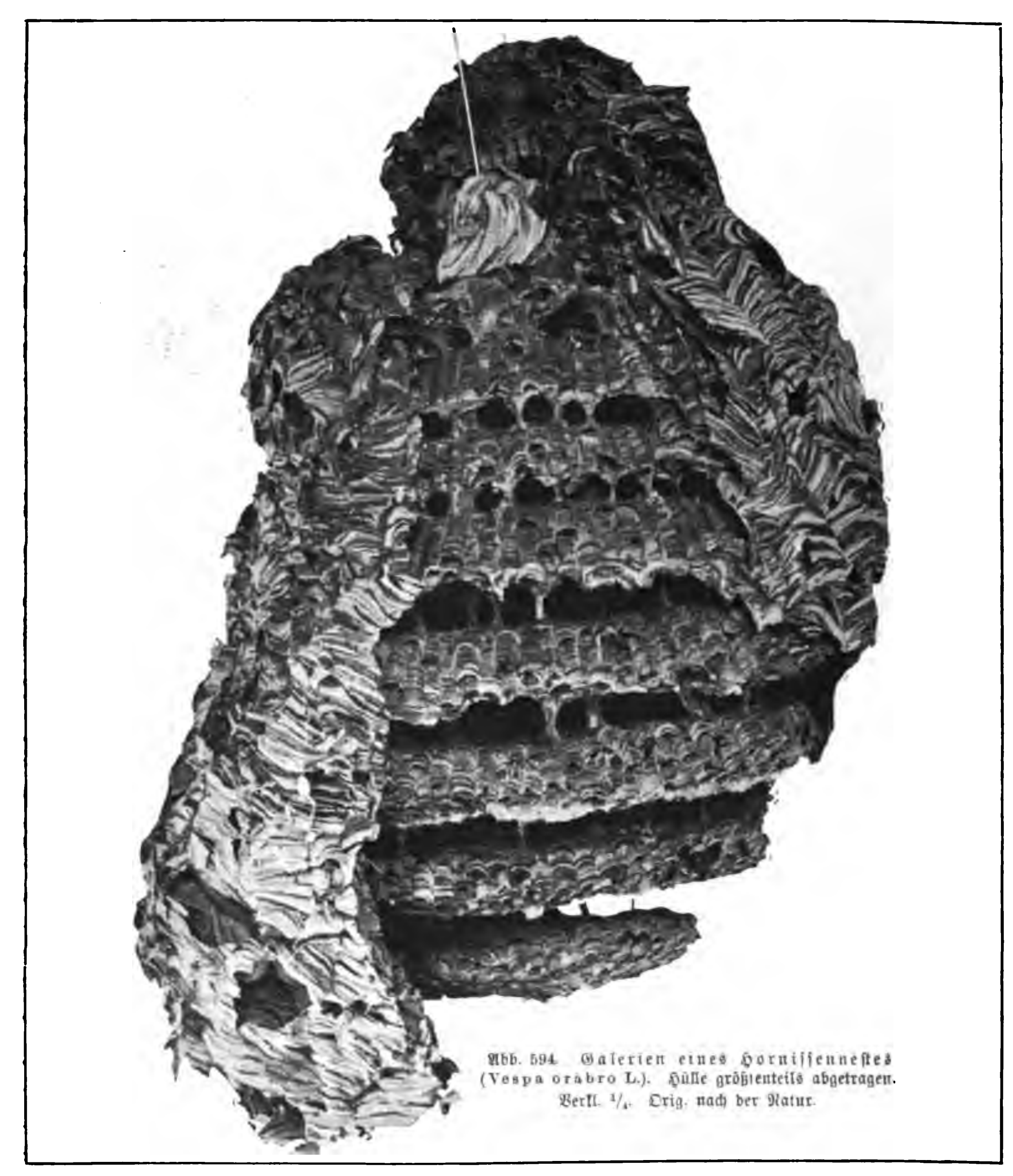


Abb. 594. Galerien eines Hornissennestes (Vespa crabro L.). Hülle größtenteils abgetragen. Verkl. 1/4. Orig. nach der Natur.

wie unsere einheimischen Formen. Manche tropischen Formen werden als Kartonwespen bezeichnet, weil die Hüllmasse ihrer Nester aus einer dicken, festen, schwer zerschneidbaren Kartonmasse besteht (Abb. 596).

Alles in allem können wir sagen, daß die Papierwespen, wie man diese Gruppe wegen ihres Baumateriales nennt, in mancher Beziehung einen fortgeschrittenen Zustand der Staatenbildung repräsentieren. Das soziale Zusammenarbeiten der Individuen ist vervollkommnet; die Bautätigkeit ist hoch entwickelt und erlaubt den Tieren alle möglichen Regulationen der Bauweise. Nicht nur daß sie je nach dem Ort, an dem sie bauen, verschiedene Modifikationen am Nest anbringen, dasselbe immer den Bedürfnissen entsprechend umbauen, sondern sie können unter Umständen, z. B. wenn sie genötigt werden, in einem Bienenkasten zu bauen, in der Gesamtanordnung des Nestes starke Abweichung zeigen. Die Selbstän-

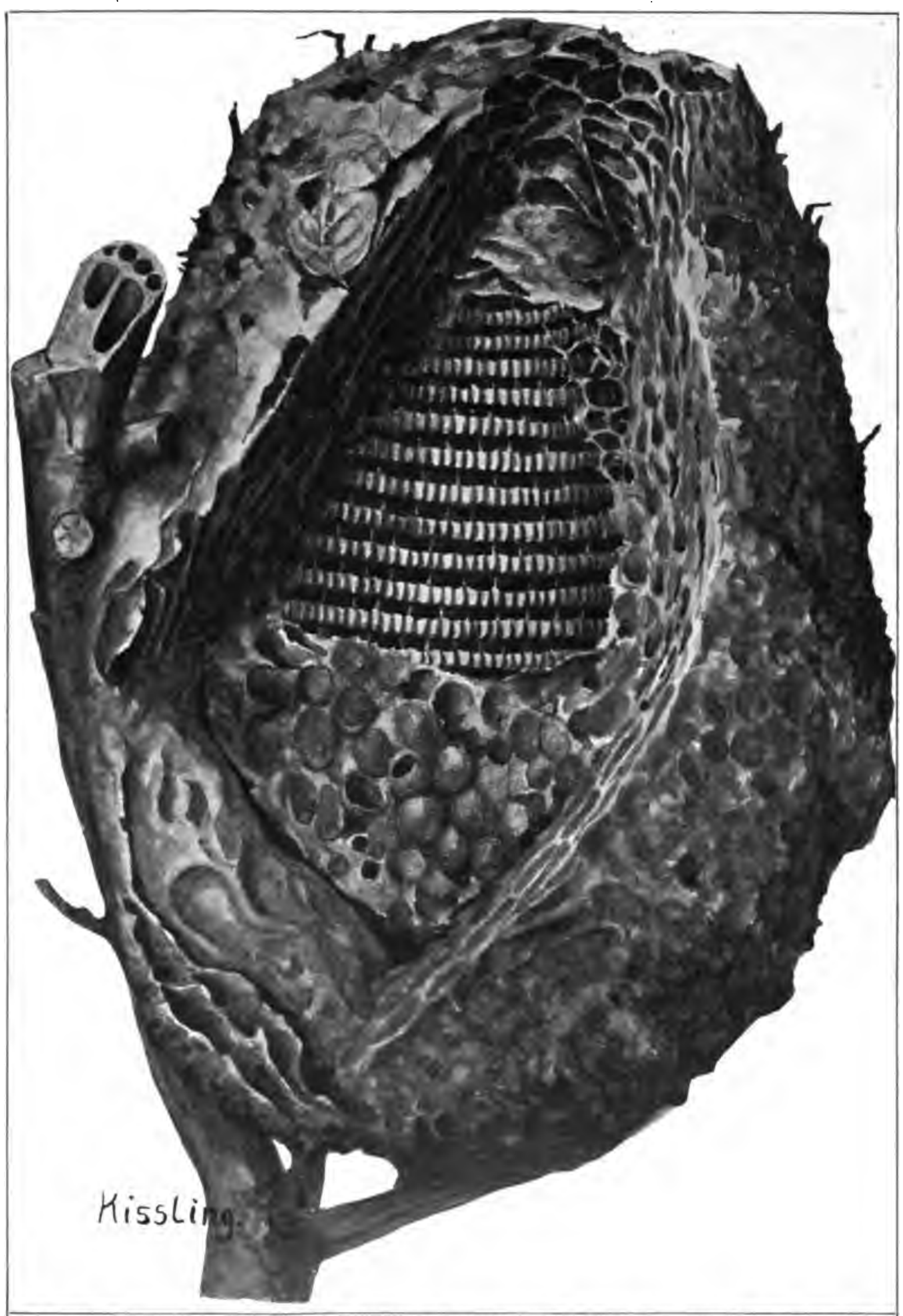


Abb. 595. Nest einer brasilianischen stachellosen Honigbiene (Melipona Sp.). Die dicke äußere Hülle teilweise aufgeschnitten. Oben Brutwaben aus Wachs mit nach oben offenen Zellen. Unten Honigtöpfe aus Harz. Verkl. 1/4. Orig. nach Präparat der Münchner Zoologischen Sammlung.



Abb. 596. Nest der brasilianischen Pappdeckelwespe (Chartergus chartarius). Verkl. $^1/_4$. Orig. nach der Natur.

digkeit in ihrem Handeln weist ihnen in der Entwicklung psychischer Fähigkeiten im Tierreich eine ziemlich hohe Stelle an.

In der Organisation des Staates stehen die Meliponinen, die stachellosen Honigbienen der Tropen, den Wespen sehr nahe. Wie das wohl auch bei den Wespenstaaten der Tropen der Fall ist, sind die Staaten der Meliponen und Trigonen zwar nicht sehr langlebig, aber sie überdauern doch in der Regel mehrere Jahre. Sie werden sehr individuenreich, können viele Tausende von Bürgern umfassen. Wie bei den Wespen findet man vielfach in einem Meliponenstaat mehrere Königinnen. Wachs, Holz und Harz bildet das Baumaterial dieser sozialen Bienen, welche in mancher Beziehung doch eine Stufe höher stehen als die sozialen Wespen. Vor allen Dingen spricht sich das darin aus, daß sie echte Arbeiterinnen haben und wie alle anderen Bienen systematisch Nahrungsvorräte einsammeln, während das die Wespen nur gelegentlich tun. Abb. 595 zeigt uns ein Nest einer brasilianischen Melipona-Art. Es ist fast 1 m hoch und im Umriß ungefähr eiförmig. Es befand sich auf einem hohen Baum und hatte von unten her sein Einflugloch. Die äußere Hülle des Nestes, welche sehr hart und fest ist, ist aus Harz und gekautem Holz angefertigt. Der Innenraum des Nestes läßt eine Zweiteilung erkennen; während wir im oberen Teil ähnlich den Waben des Wespennestes angeordnete Zellagen erkennen, ist der untere Teil von 1—2 cm langen, 1 cm breiten, ungefähr eiförmigen kleinen Hohlgebilden erfüllt; die Waben im oberen Teil des Nestes sind aus Wachs gebaut und stellen die Brutwaben dar. Der untere Teil des Nestes enthält in jenen aus Harz gefertigten eiförmigen Gebilden die Honigtöpfe, also die Vorratsgefäße des Stockes. Die Meliponen sammeln oft Honig in solchen Massen ein, daß er den Nestboden zersprengt und in Strömen aus den freihängenden Nestern von den Baumästen herniedertropft. Sie stehen aber insofern tiefer als alle anderen sozialen Hymenopteren, als sie die mit Nahrung versehenen Brutzellen schließen und ihre Larven nicht fortgesetzt nachfüttern.

4. Der Bienenstaat.

Die höchste Stufe des Bienenstaates finden wir bei den Honigbienen. Bei ihnen erfolgt nicht mehr eine Neugründung des Staates durch ein einzelnes Individuum. Die Bienenkönigin ist in ihrem Bau und in ihren Instinkten viel zu sehr spezialisiert, um allein leben zu können. Tausende von Arbeiterinnen umgeben sie stets. In einem in guter Entwicklung befindlichen Bienenstock finden sich 30000—75000 Arbeiterinnen. Die Königin ist nur im Nest tätig; sie ist beim Sammeln unbeteiligt, und auch die Pflege und Aufzucht der Brut überläßt sie ganz den Arbeiterinnen. Erkennen wir schon hierin große Unterschiede gegenüber den Hummeln und Wespen, so wird der Unterschied noch auffälliger, wenn wir den Bau der Arbeiterinnen mit demjenigen der Königin vergleichen. Auch sie sind Weib-



Abb. 597. Zwei freihängende Waben der indischen Urwaldbiene (Apis dorsata L.). Verkl. 1/2. Orig.-Photographie nach Exemplar des Straßburger Zoologischen Museums.

chen, aber sie sind kleiner als die Königin und haben verkümmerte Geschlechtsorgane Sie können nicht begattet werden, wenn sie auch unter Umständen zur Erzeugung parthenogenetisch sich entwickelnder Eier befähigt sind. Diesen Mängeln stehen Vorzüge gegenüber, durch welche sie der Königin überlegen sind. Die charakteristischen Sammelapparate, welche wir früher S. 114 schon beschrieben haben, kommen allein ihnen zu; auch verfügen nur sie über die komplizierten Instinkte, welche zur sachgemäßen Anwendung dieser Apparate führen, welche sie befähigen, sich in der Außenwelt gut zu orientieren, Nahrung einzusammeln, im Stock die Bautätigkeit auszuführen, die Brut und die Königin zu pflegen, kurz, die wichtigsten Funktionen im Staat zu erfüllen.

Während wir im Bienenstock zu jeder Zeit eine Königin mit zahlreichen Arbeiterinnen finden, sind die Männchen oder Drohnen nur während einiger Sommerwochen vorhanden. Es sind ihrer stets nur einige hundert. Sie sind etwas größer als die Arbeiterinnen und vor jenen durch die mächtigen, auf der Stirn zusammenstoßenden Fazettenaugen ausgezeichnet.

In einem normalen Bienenstock ist die Königin die Mutter aller vorhandenen Individuen. Sie kann in 24 Stunden bis 2000—3000, im Durchschnitt 875 Eier hervorbringen. An ihrem Geschlechtsapparat besitzt sie ein Receptaculum seminis, in welchem sie den beim Hochzeitsflug aufgenommenen Samen aufbewahrt. Hier bleibt er lebend und genügt in der Regel zur Befruchtung für die ganze Lebensdauer einer Königin, welche 4—5 Jahre beträgt. Die Königin vermag ihre Eier in befruchtetem und unbefruchtetem Zustand abzulegen. Eine merkwürdige Vorrichtung an ihrem Eierlegeapparat vermag wie eine Pumpe aus dem Receptaculum einige Spermatozoen herauszusaugen und dem Ei mitzugeben. Wird dieses Pumpwerk in Bewegung gesetzt, so legt die Königin befruchtete Eier ab, im andern Fall unbefruchtete. Auch die letzteren sind entwicklungsfähig, und seit den Forschungen des Pfarrers Dzierzon wissen wir, daß aus ihnen stets Männchen hervorgehen. Eine Königin, welche durch Zufall unbefruchtet geblieben ist, oder welche ihren Spermavorrat vor ihrem Lebensende verbraucht hat, kann nur mehr Drohnen als Nachkommen hervorbringen; ein Stock, in dem eine solche Königin vorhanden ist, wird „drohnenbrütig" und ist damit dem Untergang geweiht.

Die befruchteten Eier liefern Weibchen, und zwar sowohl Königinnen als auch Arbeiterinnen. Aus jedem Ei kann beides werden. Die Entscheidung über die Entwicklungsrichtung liefert die Ernährung, welche der aus dem Ei ausschlüpfenden Larve zuteil wird. Vorbedingung für die Art der Fütterung ist die Unterbringung des Eies in einer speziellen Zellenform.

Wir finden nämlich im Bienenstock ganz verschiedene Zellen in den Waben. Die Waben unterscheiden sich von denjenigen der bisher behandelten sozialen Insekten dadurch, daß sie



Abb. 598. Bienenschwarm.
Verkl. 1/2 Orig. nach Präparat der Münchener Zoolog. Sammlung.

senkrecht hängen. Jede Wabe besteht aus zwei Schichten von Zellen, die mit ihrem geschlossenen Ende aneinanderstoßen. Jede Zelle verläuft gegen ihr hinteres Ende etwas schief von oben nach unten. Daher kann der in ihr untergebrachte Honig nicht auslaufen. Zum Bau verwenden die Honigbienen Harz und Wachs, welch letzteres sie aus Drüsen zwischen den Segmenten der Bauchseite ausschwitzen. Harz wird nur zum Ausglätten des Innenraums der Höhlung verwendet, in welchem die Bienen ihren Bau anlegen. Es findet also vorwiegend in der freien Natur, wenn die Bienen in hohlen Baumstämmen wohnen, Anwendung. Ein solches sogenanntes wildes Bienennest zeigt Abbildung 600. Wilde Bienen der Tropen bauen senkrechte Waben im Freien; so hängt eine indische Biene Apis dorsata ihre oft 1 m im Durchmesser erreichenden Waben frei an Baumäste, wie das die Abbildungen 597 und 599 zeigen.

Viel regelmäßiger sind natürlich die Waben in den Bienenstöcken der Imker. Da sind ja die Bienen genötigt, ihre Waben in Rähmchen hineinzubauen, die ihnen dargeboten werden (Abb. 603). Niemals aber weichen sie von der Regelmäßigkeit ab, mit der sie ihre hexagonalen aneinanderstoßenden Zellen etwa 7 mm lang und 5 mm breit bauen. In den Waben häufen sie nun Honig zum laufenden Gebrauch und ferner Honig als Vorrat an. Gewöhnlich dienen als Vorratskammern die ersten Waben beim Eingang eines Bienenstockes. Auch sonst werden die oberen Reihen der Waben mit Honig angefüllt und die Zellen mit Wachsdeckeln verschlossen, nachdem der in ihnen enthaltene Honig durch einen leichten Zusatz von Ameisensäure haltbarer gemacht ist. In den darunter befindlichen Zellen füllen die Bienen ihr Bienenbrot, den draußen gesammelten Blütenstaub, ein, und schließlich folgen die Brutzellen, welche vorwiegend in den hinteren Waben sich befinden. Solcher Brutzellen gibt es drei Arten: kleinere, welche für die Arbeiterinnenlarven dienen, solche von größerem Durchmesser für die Larven der Drohnen und schließlich an den Rändern der Waben besonders große kugelige Zellen, welche die Larven von Königinnen oder Weiseln, wie der Imker sagt, beherbergen sollen, die sogenannten Weiselwiegen (Abb. 602). In kleinen Zellen bei schmaler Kost entwickeln sich aus befruchteten Eiern entstandene Larven (Abb. 601) zu Arbeiterinnen, in den Weiselwiegen bei sorgfältigster und ausgesuchtester Ernährung zu Königinnen. Eine Königin braucht von der Eiablage an zu ihrer Entwicklung 16, eine Arbeiterin 21 und eine Drohne 24 Tage Ein umgekehrtes Verhältnis beherrscht die Lebensdauer der drei Formen: eine Königin lebt 4—5 Jahre, eine Arbeiterin 2—6 Wochen, eine Drohne nur etwa 14 Tage.

Beobachten wir während der Sommerzeit einen Bienenstock, so sehen wir alle seine Insassen in eifrigster Tätigkeit. Tausende von Arbeiterinnen fliegen ein und aus und bringen Honig, Pollen, eventuell Harz und Wasser in den Stock. Die heimkehrenden werden von zurückgebliebenen Arbeiterinnen empfangen, welche ihnen helfen, sich der mitgebrachten Last zu entledigen. Die Larven werden gefüttert, an neuen Waben wird gebaut, schadhafte Stellen



Abb. 599. Bienenbaum in Ostsumatra; an den Ästen die freihängenden Waben von Apis dorsata L. Nach einer Photographie von G. Schneider-Basel.

werden ausgebessert, der Stock wird gereinigt. Eine Schar von Arbeiterinnen umgibt stets die Königin, pflegt sie, schützt sie, füttert sie und reinigt sie. Das ist der normale Tageslauf im Bienenstaat. Er erfährt seine Hauptunterbrechung im Winter. Da ist es kalt, da gibt es keine Blumen. Die Bienen haben sich in ihren Stock zurückgezogen, in welchem reichlich Vorräte angesammelt sind. Die Brutzellen sind leer, auf ihnen sitzt das Volk dicht zusammengedrängt. Durch die Stoffwechseltätigkeit der Tiere, welche, indem sie die Wachsdeckel öffnen, den Zellen Nahrung entnehmen, ist die Temperatur im Stock stets erhöht, sie sinkt selten in einem gut verwahrten Stock unter 10° Celsius.



Abb. 600. **Bau eines verwilderten, gewöhnlichen Honigbienenstaats** (von **Apis mellifica L.**) **in einem hohlen Baum.** Verkl. ca. $^{1}/_{10}$. Orig.-Photographie nach dem Präparat im Zoologischen Museum in Straßburg i. E. Doeberlein phot.

Mitte Februar beginnt die Königin inmitten des Winterlagers mit dem Eierlegen. In der Regel fliegen die Arbeiterinnen an schönen Märztagen, manchmal schon im Februar zum ersten Male aus. Ihre erste Tätigkeit ist, daß sie sich ihrer Fäkalien entledigen, dann wird der Stock gereinigt und ausgebessert, die Leichen der während des Winters Gestorbenen sowie die Wachsdeckel der leer gefressenen Honigzellen werden hinausgeschafft. Alsbald beginnt von neuem die Sammeltätigkeit und, sowie dieselbe in vollem Gange ist, werden Drohnenwiegen gebaut; danach zwei, drei bis höchstens sechs Weiselwiegen. In ihnen entwickeln sich nun die Königinnen. Sind sie aus ihren Puppen ausgeschlüpft, so stoßen sie, noch in ihrer Kammer eingemauert, merkwürdige Laute aus. Der Imker bezeichnet dies als das Tüten der Weiseln. Sogleich bemächtigt sich die Weiselunruhe des Volkes. Ein merkwürdiges Summen erfüllt den Bau, in ganzen traubenähnlichen Haufen liegen und drängen sich die Arbeiterinnen vor dem Ausgang des Baues. Plötzlich, in einer ruhigen, heiteren Mittagsstunde begeben sich 10- bis 15000 alte Bienen mit ihrer alten Königin auf die Wanderschaft. Diese führt meist nicht weit. Die schwerfällige Königin setzt sich gewöhnlich ganz in der Nähe des Nestes an einem Pfahl oder einem dürren Ast nieder. Um sie klammern sich die sämtlichen Tausende ihrer Begleiter in einer mächtigen Traube, dem sogenannten Schwarm (Abb. 598). Diesen pflegt der Imker möglichst bald einzufangen, um ihn in einen neuen Stock zu bringen, wobei ihm die Tatsache zu Hilfe kommt, daß Schwarmbienen nicht stechen.

In der freien Natur entfernen sich von einem Schwarm sehr bald einzelne Individuen, sog. Spürbienen, um in der Nachbarschaft eine Baumhöhle oder dgl. zu suchen. Haben sie einen geeigneten Ort gefunden, so führen sie den ganzen Schwarm zu der neuen Behausung, in welche derselbe „mit freudigem Brausen einzieht".

Der neue Bau, einerlei ob künstlich oder natürlich, wird alsbald im Innern hergerichtet, die Arbeiterinnen orientieren sich in der neuen Umgebung, sie kriechen nach rückwärts langsam aus dem Flugloch heraus, machen zunächst in der Nähe kreisförmige Orientierungsflüge, bis sie den neuen Ort so gut kennen, daß sie in geradlinigem Abflug die Sammelplätze aufsuchen können; dann beginnt wieder das Sammeln und Bauen.

Ein solcher Schwarm, geführt von der alten Königin, wie wir ihn hier beschrieben haben, wird als „Vorschwarm" bezeichnet In guten Sommern bei volkreichen Stöcken kommt es noch zu einem „Nachschwarm", der von einer unbefruchteten jungen Königin angeführt wird.

Was ist nun normalerweise mittlerweile im alten Stock vor sich gegangen? Eine junge Königin ist unter Mithilfe der Arbeiterinnen aus ihrer Zelle hervorgekrochen. Sie ist sofort ein Gegenstand der besonderen Aufmerksamkeit ihrer Untertanen. Die übrigen, in ihren Weiselwiegen eingeschlossenen jungen Königinnen werden früher oder später von den Arbeiterinnen erbarmungslos getötet, abgestochen, wie der Imker sagt. Ein Stock in diesem Zustande enthält seinen Flug Drohnen. Dieselben ernähren sich von den Vorräten, welche der Fleiß der Arbeiterinnen zusammengebracht hat. In keiner Weise beteiligen sie sich an den Arbeiten des Staates. Faul treiben sie sich in der Nähe des Flugloches herum und unternehmen höchstens kleine Ausflüge im Schein der Mittagssonne. Nun macht sich die Königin bereit zum Hochzeitsflug. Brausend folgt ihr der Troß der Drohnen, sich mit ihr hoch in die Luft erhebend, ohne sich allerdings allzuweit vom Nest zu entfernen. Von den Hunderten von Drohnen ist nur eine auserwählt, das Weibchen, die Königin, zu befruchten. Dieses eine Männchen muß die Bevorzugung mit dem Leben bezahlen; denn sein Begattungsorgan der Penis, bleibt nach vollbrachter Befruchtung in der Vagina der Königin stecken; er reißt ab, und die große Wunde führt den Tod der Drohne herbei.

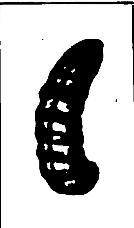


Abb. 601. Fast ausgewachsene Bienenlarve. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Die befruchtete Königin kehrt in den Stock zurück und beginnt 46 Stunden nach der Heimkehr mit dem Eierlegen. Für sie gibt es keine Möglichkeit mehr, ein zweites Mal befruchtet zu werden. Kommt sie also unbefruchtet zurück, was manchmal geschehen kann, so wird, da sie nur unbefruchtete Eier ablegen kann, der Stock drohnenbrütig. Letzteres kann auch der Fall sein, wenn die Königin durch schlechtes Wetter oder andere Umstände am Ausfliegen verhindert wird. Acht Tage, nachdem sie ausgeschlüpft ist, erlischt die Brunst, und die Königin fliegt dann nicht mehr aus. Drohnenbrütigkeit kann schließlich noch eintreten, wenn die Königin getötet wird, etwa von einem Vogel beim Hochzeitsflug weggefangen wird oder sonstwie stirbt. Sind dann keine Weiselwiegen in Reserve mehr da, und gibt es keine so jungen Arbeiterinneneier, daß eine Umzüchtung in eine Königinlarve durch Verpflanzung in eine neugebaute Weiselwiege bzw. durch Umbau der Zelle zu einer solchen möglich ist, dann ist der Stock verloren. Zwar beginnen die verlassenen Arbeiterinnen Eier zu legen, aber da sie nicht befruchtet sind, sind auch dies nur parthenogenetische Eier, welche Drohnen liefern. Es werden zwar dann oft alle verfügbaren Zellen mit Eiern belegt; die eifrigen Arbeiterinnen vergrößern sogar die Arbeiterinnenzellen, für die sich in ihnen entwickelnden größeren Drohnenlarven. Es entsteht das Bild der sogenannten Buckelbrut, da die verschlossenen Zellen eine Vorwölbung erfahren haben (Abb. 603).

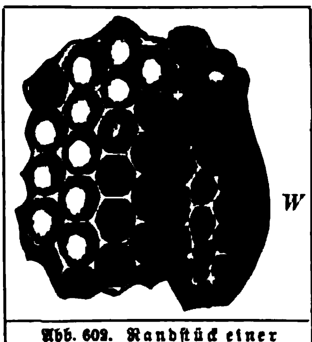


Abb. 602. Randstück einer Bienenwabe mit Weiselwiege (W). Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Bei einem normalen Volk verschwinden nach der Rückkehr der jungen Königin die Drohnen aus dem Bienenstock vollkommen. Sie kommen zwar oft zurück, werden aber von den Arbeiterinnen nicht ans Futter gelassen, vielmehr sämtlich mit dem Giftstachel getötet. Es ist das die sog. Drohnenschlacht. Findet eine Drohnenschlacht nicht statt, so kann man mit Sicherheit darauf schließen, daß das betreffende Volk weisellos ist.

Normalerweise kehrt aber die junge Königin in befruchtetem Zustand zurück und beginnt auch nach 46 Stunden mit dem Eierlegen. Man sieht sie dann umgeben von den Arbeiterinnen, welche sie mit den Fühlern streicheln und mit der Zunge belecken. Die Königin selbst wandert langsam auf den Waben umher, streckt zuerst den Kopf in die Zellen hinein, worauf sie sich herumdreht und den Hinterleib in den Eingang der Zelle hineinschiebt. Offenbar hat sie zuerst die Beschaffenheit der Zelle geprüft, und wenn sie alles in Ordnung gefunden hat, dann legt sie ihr Ei hinein. Man nimmt an, daß die Umrisse des Zelleingangs einen Berührungsreiz auf die Bienenkönigin ausüben, welcher sich auf die Spermapumpe des Rezeptakulums fortpflanzt. Je nachdem die Königin sich vor einer Drohnen- oder vor einer Arbeiterinnenzelle befindet, legt sie ein männliches oder weibliches Ei. Das Bienenei ist etwa zwei Millimeter lang und liegt nicht ganz hinten in der Zelle. Von den Arbeiterinnen wird alsbald ein kleines Häufchen Nahrung, bestehend aus Futtersaft und etwas Honig, hinter dem Ei niedergelegt. Auch während des Heranwachsens wird die Larve sorgfältig mit Nahrung versehen. Diese regelmäßige, nachträgliche Fütterung stellt einen interessanten Unterschied und Fortschritt gegenüber den niederen Bienen dar. Aus dem Ei kriecht am vierten Tag eine Made, welche fuß-, augen- und afterlos ist. Am sechsten bis siebenten Tag ist sie schon so stark herangewachsen, daß sie die ganze Zelle ausfüllt; darauf verschließen Arbeiterinnen die Zelle mit einem Deckel. Oft sieht man Arbeiterinnen in

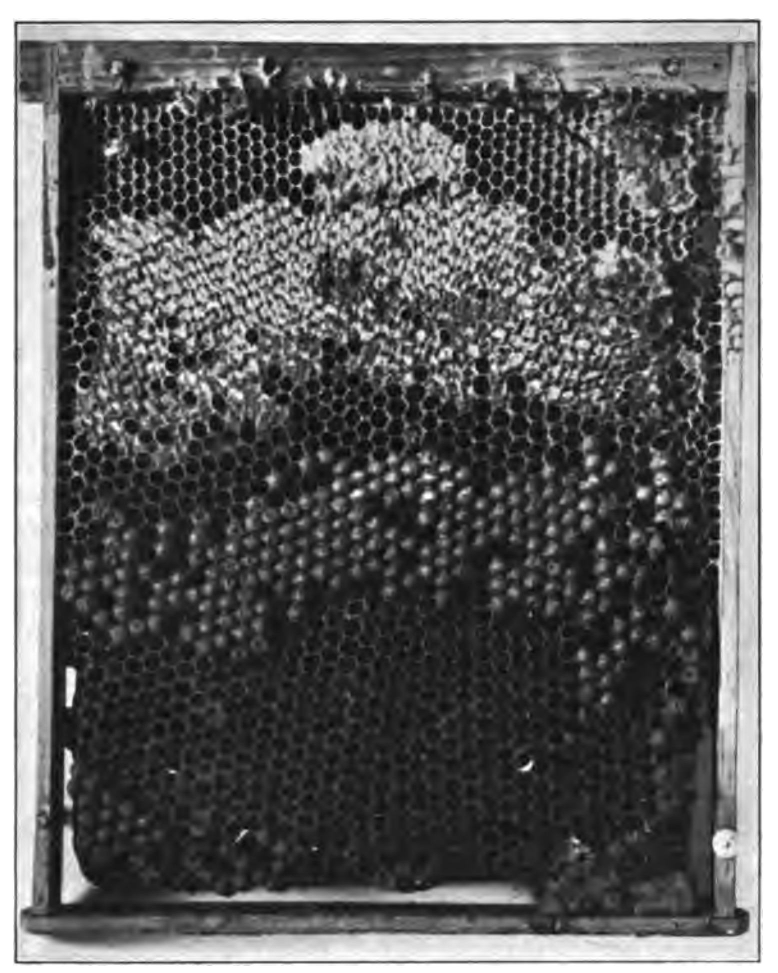


Abb. 603. Wabe aus einem Bienenstock in einem künstlichen Rähmchen.
Oben gedeckelte Honigzellen, unten „Buckelbrutzellen".
Verkl. 1/2. Orig.-Photographie nach der Natur.

größerer Anzahl auf solchen gedeckelten Zellen ganz ruhig sitzen. Die Imker haben vielfach geglaubt, darin einen Bebrütungsvorgang erblicken zu dürfen. Es handelt sich aber wohl umgekehrt um die aus den Zellen infolge der in den Larven erfolgenden Stoffwechselvorgänge ausstrahlenden Wärme, welche die Arbeiterinnen dort aufsuchen. In der verschlossenen Zelle spinnt die Larve einen feinen Seidenfaden, den sie zu einem Kokon verarbeitet und verpuppt sich. Zellen, in denen oft schon Larven sich verpuppt hatten, sind von den alten verlassenen Kokonhüllen dunkel und dickwandig. Aus der Puppe kriecht nach 21 Tagen eine junge Arbeitsbiene, deren Befreiung aus Kokon und Zelle durch Arbeiterinnen unterstützt wird. Die letzteren nagen den Deckel weg und putzen und füttern die neue Genossin. Diese beteiligt sich alsbald an den Arbeiten im Nest. Vielfach fliegt sie in den ersten 14 Tagen noch gar nicht aus, sondern betätigt sich vorwiegend bei der Fütterung der Larven, beim Reinhalten des Nestes, beim Deckeln von zu verschließenden Zellen. Dann beginnt sie ihre Ausflüge, welche anfangs kurz sind und sich später immer weiter ausdehnen. Eine junge Biene verläßt bei den ersten Malen das Nest, indem sie mit dem Hinterteil voran herauskriecht. Wie wir das bereits oben für die alten Bienen, welche einen neuen Stock besiedelt haben, kennen lernten, so führen auch diese jungen Bienen zuerst kreisförmige Orientierungsflüge aus, allmählich entfernen sie sich immer weiter vom Nest, und wenn sie ihren Weg gut erlernt haben, dann können sie fast schnurgerade kilometerweite Flüge zu einer nahrungsreichen Stelle ausführen.



Abb. 604. Arbeiterinnen von Formica exsecta Nyl. bei der Reparatur eines gestörten Baues. Orig. nach dem Leben.

5. Der Ameisenstaat.

Der Bienenstaat ist wohl von allen Insektenstaaten am straffsten monarchisch organisiert. Wie wir gesehen haben, wird nie eine zweite Königin geduldet. Mit größter Energie wird eine solche beseitigt. In dieser Beziehung ist der Ameisenstaat scheinbar etwas primitiver in seiner Organisation. Im Ameisenstaat können wir häufig mehrere Königinnen nachweisen. Das ist also ein Zustand, wie wir ihn früher schon für die Wespen und für die Meliponinen erwähnt haben. Trotzdem können wir wohl sagen, daß der Ameisenstaat gegenüber dem Bienenstaat eine höhere Stufe darstellt. Der Bienenstaat ist außerordentlich konservativ in seinen sämtlichen Einrichtungen; die Anpassungsfähigkeit des gesamten Staatsorganismus, ebenso wie der einzelnen Individuen an veränderte äußere Verhältnisse ist relativ sehr gering. Stets versuchen die Bienen in der gleichen Weise ihren Bau durchzuführen, und die gesamten Vorgänge im Staat laufen nach einem starren Schema ab. Der Ameisenstaat dagegen besitzt eine viel größere Abänderungs- und Anpassungsfähigkeit. Das spricht sich schon in der Art und Weise aus, wie die Arbeitsteilung in ihm durchgeführt ist. In einem normalen Ameisenstaat finden wir außer den Königinnen eine meist große Zahl von Arbeiterinnen. Einzelne Ameisenarten bilden kleine Kolonien, die nur einige Dutzend von Arbeiterinnen enthalten. Die Mehrzahl der Arten weist aber in einem Staat Hunderte bis Tausende, ja Hunderttausende von Mitgliedern auf. Die Königinnen sind in der Regel größer als die Arbeiterinnen, sie sind voll ausgebildete, befruchtungsfähige und fortpflanzungsfähige Weibchen. Die Arbeiterinnen sind wie bei den Bienen rudimentäre Weibchen, welche aber wie bei jenen vielfach komplizierte Bauverhältnisse und Fähigkeiten aufweisen, durch welche sie die Königin übertreffen. Periodisch zu gewissen Zeiten im Jahr finden sich in den Ameisennestern Männchen. Sie sind meist schlanker und oft erheblich kleiner als die Königinnen, ihr Abdomen ist dünner, ihre Fühler meist größer, ihre Kiefer, da sie sich an keinerlei Arbeiten im Staate beteiligen, sehr schwach ausgebildet. Besonders auffällig ist die geringe Entwicklung ihres Gehirns, welches weit hinter denjenigen der Königinnen und ganz besonders der Arbeiterinnen zurückbleibt (Abb. 605).

In den Ameisenstaaten findet man bisweilen Zwischenformen zwischen Königin und Arbeiterin, so z. B. befruchtungsunfähige Weibchen, welche im übrigen Körperbau vollkommen den Königinnen gleichen. Solche Stadien beweisen uns die große Umbildungsfähigkeit des Ameisenkörpers und deuten uns an, auf welchem Wege eventuell die einzelnen Stände oder Kasten des Ameisenstaates entstanden sind.

Was aber den Ameisenstaat von allen bisher behandelten Hymenopterenstaaten unter-

scheidet, ist die weitgehende Differenzierung von verschiedenen Arbeiterinnenformen, der sogenannte Polymorphismus der Arbeiterinnen. Schon bei den Hummeln, Wespen und Bienen haben wir von einer Teilung der Arbeit unter den verschiedenen Individuen gehört. Ein gleiches können wir auch bei den Ameisen nachweisen. Wenn man in einem künstlich gehaltenen Versuchsnest die einzelnen Ameisen mit kleinen Farbfleckchen auf dem Rücken kennzeichnet, so kann man mit Leichtigkeit feststellen, daß jede von ihnen im Staate andere Pflichten zu erfüllen hat. Die eine füttert fast ausschließlich die Larven, die andere trägt die Puppen an die Sonne, die dritte geht auf Raub aus, die vierte ist nur an der Bautätigkeit beteiligt. In einzelnen Fällen konnte man zeigen, daß dasselbe Individuum wochenlang immer derselben Beschäftigung nachging.

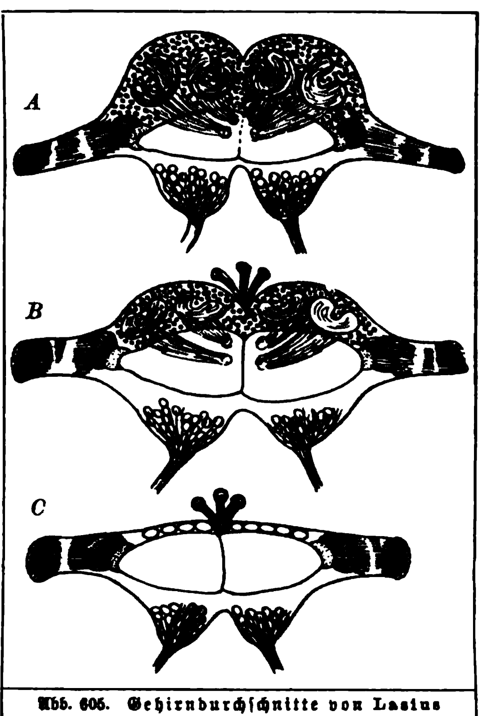
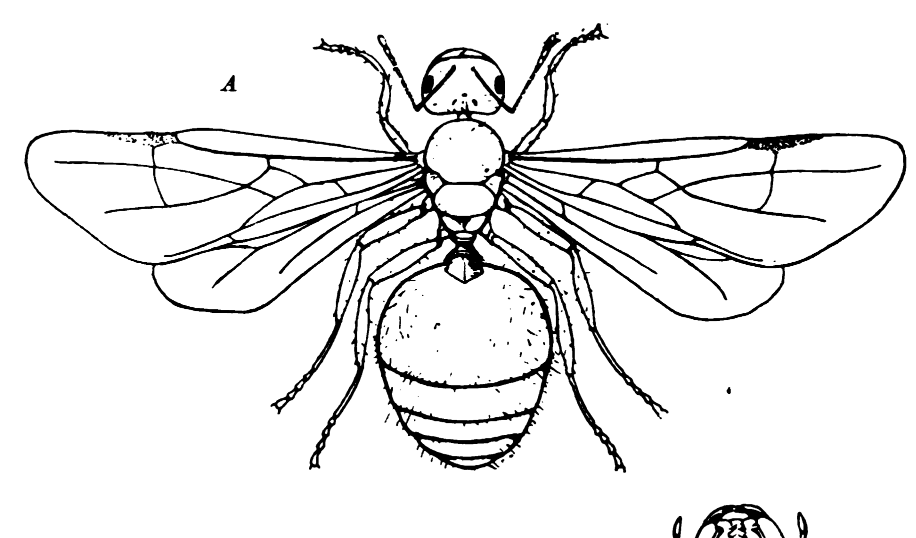


Abb. 605. Gehirndurchschnitte von Lasius fuliginosa Ltr. *A* einer Arbeiterin, *B* einer Königin, *C* eines Männchens. Nach Forel.

Mit dieser individuellen Arbeitsteilung ist nun vielfach bei den Ameisen eine Verschiedenheit in Größe und Bau verbunden. Wir finden dann in einem Ameisenstock zwei, drei oder mehr verschiedene Formen von Arbeiterinnen. Ein charakteristisches Beispiel für die einfachste Form des Polymorphismus der Arbeiterinnen bieten uns die amerikanischen Atta-Arten, von deren Pilzzucht wir bereits früher S. 75 gehört haben. In den Nestern und Pilzbauten dieser Ameisen sind meist nur ganz kleine Arbeiterinnen tätig, welche dort die Larven pflegen und am Bau arbeiten. Eine noch kleinere Form von Arbeiterinnen sehen wir ausschließlich beim Ausjäten des Unkrauts und überhaupt bei der kleinsten Gärtnerarbeit im Pilzbeet. Diese letzteren können vielfach nur 2 mm lang sein, während diejenigen Arbeiterinnen, welche die Blattstücke für das Mistbeet in das Nest hineinschleppen, Riesen von über 15 mm Länge sein können. Auch bei unseren Camponotus-Arten, den größten Ameisenarten unserer Heimat, welche in dem Holz der Waldbäume ihre Galerien auszunagen pflegen oder bei den körnersammelnden Ameisen der Mittelmeerländer, den Angehörigen der Gattung Messor, finden wir einen solchen Polymorphismus, der sich aber stets auf die Größenverhältnisse beschränkt. Im Bau stimmen diese verschiedenen Typen von Arbeiterinnen vollkommen überein.

Oft aber können wir Formdifferenzen zwischen den einzelnen Arbeiterinnentypen nachweisen. So haben z. B. bei den Wanderameisen (Dorylinen) die kleineren Arbeiterinnen einen Kopf und Fühler von anderer Form als die großen. Bei den kleineren ist der Kopf entweder kürzer und breiter oder schmäler und länger, breieckig spitzig, und es pflegt sogar die Zahl der Fühlerglieder geringer zu sein. Dazu kommen noch z. B. bei Atta-Arten dornenähnliche Auswüchse, Hörner u. dgl., welche nur die großen Arbeiter besitzen, während sie den kleinen fehlen.

Die Verschiedenheit im Bau bei den einzelnen Arbeiterinnenkasten kann so weit gehen, daß die beiden Formen sich kaum mehr ähnlich sehen. Ein solcher Dimorphismus hat meist



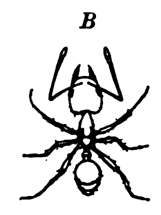
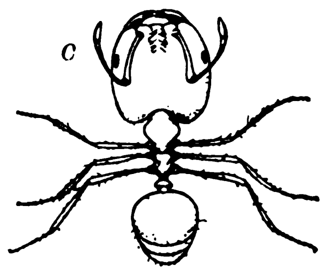


Abb. 606 Pheidole pallidula Fabr. Einzige mitteleuropäische Ameisenart mit Soldatenkaste. *A* Geflügeltes Weibchen, *B* Arbeiterin, *C* Soldat. Vergr. 10mal. Orig. nach der Natur.



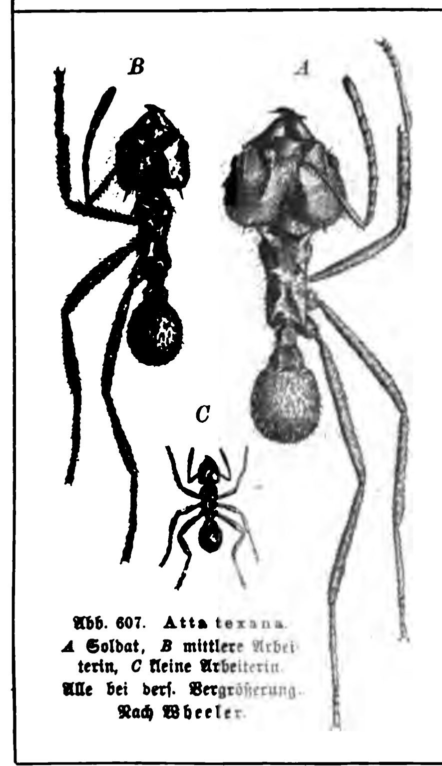


Abb. 607. Atta texana. *A* Soldat, *B* mittlere Arbeiterin, *C* kleine Arbeiterin. Alle bei ders. Vergrößerung. Nach Wheeler.

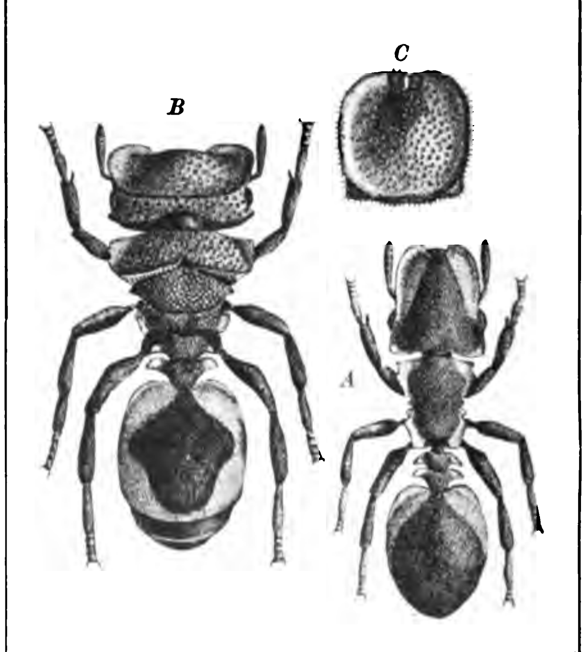


Abb. 608. Kasten von Cryptocerus angulosus aus Zentralamerika. *A* Arbeiter, *B* Soldat, *C* dessen Kopf von oben. Nach Wheeler.

zur Ausbildung einer sogenannten Soldatenkaste geführt. Die Soldaten sind in der Regel durch bedeutendere Größe, meist auch durch einen sehr vergrößerten Kopf oder Umbildung der Beißwerkzeuge ausgezeichnet. Die einzige mitteleuropäische Form, bei welcher eine Soldatenkaste in typischer Weise ausgebildet ist, ist die Gattung Pheidole (Abb. 606 C). Bei ihr hat der Soldat einen riesigen Kopf, mit welchem er im Falle eines Angriffs die schmalen Gänge im Ameisenbau blockieren und mit seinen starken Mandibeln beherrschen kann. Die Dickköpfigkeit und die starke Entwicklung der Mandibeln können bei manchen Soldatenformen einseitig und extrem ausgebildet sein. So besitzt eine südeuropäische Ameisenart, welche in dürren Ästen von Nuß- und Kastanienbäumen vorkommt, Arbeiter, deren kolbig verdickter Kopf die Zugänge zum Nest wie ein Pfropfen verschließt. Die Soldaten dieser Gattung Colobopsis haben eine steil abfallende, mit dickem Chitinpanzer überzogene Stirn. Dieselbe gleicht noch dazu in ihrer Farbe und Skulptur vollkommen der Oberfläche von Rinde. Mit diesem Kopf verschließen diese Soldaten, wie die nach der Natur angefertigte Abb. 610 B u. C zeigt, die Zugänge zum Nest in einer höchst vollkommenen Weise. Die Soldaten der Gattung Myrmecocystus haben dagegen enorm entwickelte säbelförmige Mandibeln, mit denen sie eindringenden Gegnern, also vor allem andern Ameisenarten, schwere Wunden beibringen können.



Abb. 609. Stände und Entwicklungsstadien von Camponotus americanus. *a* Ei, *b* junge Larven, *c* ältere Larven, *d* Arbeiterkokons, *e* Weibchenkokon, *f* Puppe der größeren Arbeiterinnen, aus dem Kokon befreit, *g* mittlere Arbeiterin beim Ausschlüpfen, *h* große Arbeiterinnen, *i* kleinere Arbeiterinnen, *k* jungfräuliche Königin, *l* Männchen. Vergr. 1½ mal.
Photographie von Hubbard & Strong aus Wheeler.

Die Gattung Myrmecocystus bietet uns auch ein Beispiel für eine ganz seltsame Form des Polymorphismus. Bei ihr finden wir nämlich in grottenförmigen Räumen des Nestes eine Anzahl von Individuen mit kolossal aufgetriebenen Hinterleibern an der Decke aufgehängt. Es sind das gewöhnliche Arbeiterinnen, welche für den Staat die bescheidene Rolle von Honigtöpfen übernommen haben. Die in Texas und im nördlichen Mexiko verbreitete Form Myrmecocystus melliger var. hortus deorum Mc Cook pflegt in jenem dürren Land als Nahrung vor allem den süßen Honigsaft einzusammeln, welcher während einer kurzen Zeit des Jahrs auf der Oberfläche von Gallen einer dort häufigen Eichenart ausgeschwitzt wird. Die mit diesem Honig beladenen, in das Nest zurückkehrenden Arbeiterinnen

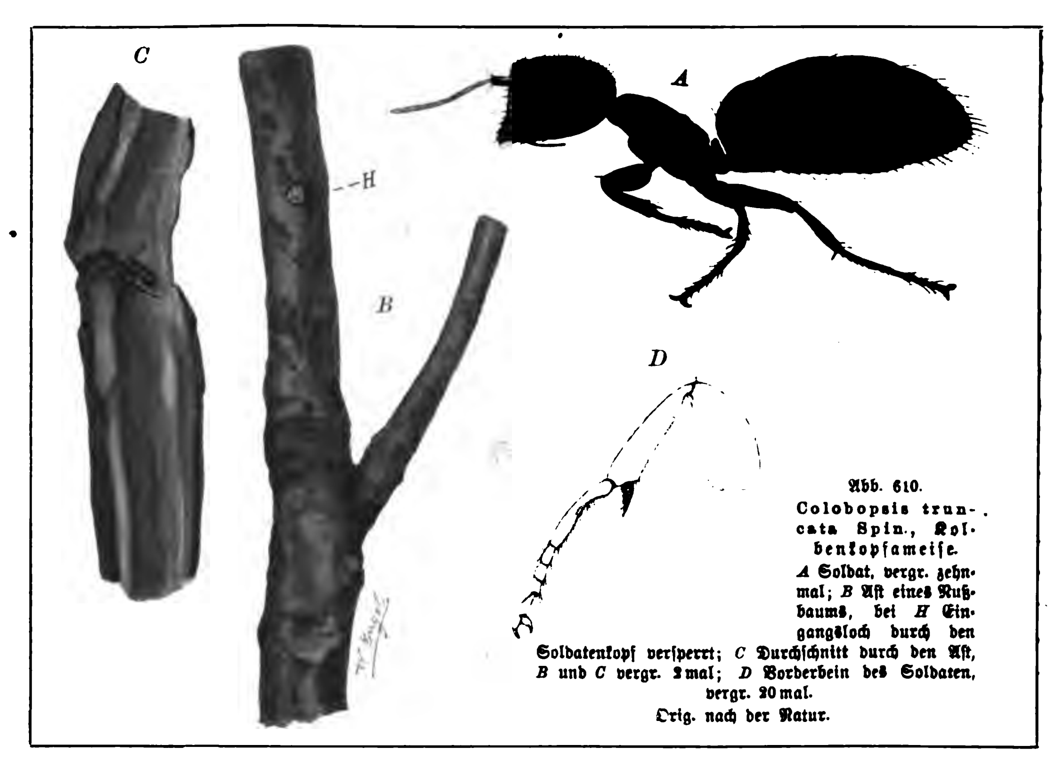


Abb. 610. Colobopsis truncata Spin., Kolbenkopfameise. *A* Soldat, vergr. zehnmal; *B* Ast eines Nußbaums, bei *H* Eingangsloch durch den Soldatenkopf versperrt; *C* Durchschnitt durch den Ast, *B* und *C* vergr. 2 mal; *D* Vorderbein des Soldaten, vergr. 20 mal. Orig. nach der Natur.

füllen ihre Beute in ihre als Honigtöpfe dienenden Kameradinnen ein. Deren Kropf wird dadurch so enorm aufgetrieben, daß der Hinterleib zu einer prallen Kugel wird, und daß seine Segmentplatten weit voneinander entfernt werden. Wenn die gelbe Farbe des Honigs durch die dünnen Intersegmentalhäute hindurchleuchtet, dann sehen diese seltsamen Geschöpfe fast wie japanische Laternen aus, die vom Gewölbe herunterhängen. (Vgl. Abb. 611.) Ganz analoge Abänderungen gewisser Arbeiter finden sich auch bei dem australischen Camponotus inflatus, wie denn die von Blattlaushonig oder sonstiger flüssiger Nahrung aufgeblähten Hinterleiber aller möglichen Ameisenarten uns andeuten, auf welchem Weg es leicht zur Erwerbung solcher Honigtöpfe kommen konnte.

Wie gewöhnlich in den Insektenstaaten, sind auch bei den Ameisen die Männchen und Weibchen zunächst nur an den Fortpflanzungsgeschäften beteiligt. Die aus den Puppen ausschlüpfenden Männchen und Weibchen sind bei der Mehrzahl der Arten geflügelt. Sie treten zu bestimmten Zeiten im Jahr auf, so bei unseren Camponotus-Arten schon im Juni, bei unsern übrigen Ameisen, den Formica-, Lasius-Arten usw., erst später, meist im August. Diese geflügelten Formen sind dazu bestimmt, einen Hochzeitsflug anzutreten. Große Aufregung der gesamten Nestinsassen begleitet die Abreisevorbereitungen der Geschlechtsindividuen. Man sieht dann auf einem Ameisenhaufen in Massen geflügelte Tiere aus der Tiefe emportauchen. Zunächst versammelt sich eine größere Gesellschaft auf der Oberfläche des Nestes. Meist sind die Männchen zuerst fertig entwickelt und zum Abflug bereit. Ein Schwarm, der sich also von einem Ameisenhaufen in die Lüfte erhebt, pflegt nur aus Individuen eines Geschlechtes zu bestehen. Da die Flugzeit für die sämtlichen Bauten einer Art im gleichen Gebiete ungefähr die gleiche ist, so können an heiteren, sonnigen Tagen oft ungeheure Schwärme sich in der Luft zusammenfinden. Wir haben schon früher S. 519 davon gesprochen, daß diese Schwärme in ihrer Flugrichtung durch hoch aufragende Gegenstände beeinflußt werden.



Abb. 611. Gewölbe im Nest von Myrmeoocystus melliger mit Honigtöpfen.
Orig. im Anschluß an Mc Cook.

Ganze Wolken von geflügelten Ameisen, und zwar nun Männchen und Weibchen untereinander, pflegen sich bei uns hauptsächlich um hohe Berggipfel, um Aussichtstürme, im Flachland um einzelne hohe Bäume, Kirchtürme und dgl. zu versammeln. Aus dem ganzen benachbarten Verbreitungsgebiet der Art kann sich ein solcher Schwarm zusammensetzen. Und wenn man dies bedenkt und sich daran erinnert, daß aus einem Staat die Weibchen erst später als die Männchen zum Hochzeitsflug sich aufmachen, so versteht man, daß diese Einrichtung in vollendeter Weise dem Zustandekommen der Inzucht entgegenwirkt. Bei der Mehrzahl unserer Ameisen geht die Begattung in der Luft während des Fliegens vor sich, wobei die meist leichteren Männchen von den Weibchen getragen werden. Bei manchen Arten fallen die Paare auch während der Begattung zu Boden, oder der ganze Vorgang vollzieht sich am Boden.

Nicht bei allen Ameisen kommen Schwarmbildung und Hochzeitsflug in der beschriebenen Weise vor. Es sind ja nicht bei allen Ameisen beide Geschlechter geflügelt. Aber ebensowenig ist eine Ameisenart bekannt, bei welcher beide Geschlechter flügellos wären. Dadurch, daß immer jeweils ein Geschlecht geflügelt ist, wird in ausreichender Weise für die Verbreitung der Art gesorgt und der Inzucht entgegengewirkt.

Nach dem Hochzeitsflug geht die große Mehrzahl der Männchen sehr bald zugrunde. Da die Natur sie in großem Überfluß erzeugt, ereilt der Tod viele, ohne daß sie zur Begattung gelangt wären. Aber auch jene, welche ihr Ziel erreicht haben, sterben sehr bald. Sie sind entkräftet, und da mit der oben erwähnten geringen Entwicklung des Gehirns geringe Fähigkeiten verbunden sind, so kommen sie in der Welt nicht zurecht. Sie sind ungeschickt, wissen sich nicht selbständig Nahrung zu beschaffen oder Verfolgern zu ent-



Abb. 612. Myrmecocystus hortus deorum. „Honigtopf", gewöhnliche Arbeiter mit heraufgewürgtem Honig fütternd. Nach Mc Cook.

fliehen. Und der letzteren wartet eine unabsehbare Zahl auf sie. Wie die Drohnen, so sind auch die geflügelten Geschlechtsstadien der Ameisen eine beliebte Kost für alle Insektenfresser. Libellen, Schwalben, Rotschwänzchen, alle möglichen andern insektenfressenden Vögel, Eidechsen, Kröten und Frösche und insektenfressende Säugetiere fallen von allen Seiten über sie her.

Auch viele Weibchen gehen zugrunde, ohne befruchtet worden zu sein. Aber auch die befruchteten Individuen sind von tausend Gefahren umgeben. Die große Mehrzahl von ihnen kommt nicht dazu, ihre eigentliche Lebensaufgabe zu erfüllen, nämlich eine neue Kolonie zu gründen. Es kommt so gut wie niemals vor, daß eine befruchtete Königin in dasselbe Nest zurückkehrt, dem sie ihren Ursprung verdankt, ja es ist beobachtet worden, daß, wenn sie zufällig in ein lebenskräftiges Nest der eigenen Art gerät, sie dann alsbald getötet wird. Normalerweise erfolgt durch eine befruchtete Königin die Gründung eines neuen Staates. Das ist also ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Bienen und erinnert uns mehr an die Verhältnisse bei den Wespen und Hummeln. Aber wir müssen im Auge behalten, daß ein solcher Ameisenstaat ein perennierender Staat ist, also wie ein Bienenstaat jahrelang bestehen bleibt. Und auch in der Gründungsweise werden wir mancherlei Unterschiede gegenüber den Wespen und Hummeln zu konstatieren haben. Es können mehrere Weibchen gemeinsam zur Gründung eines neuen Staates schreiten. Der typische Fall ist aber, daß ein einzelnes Weibchen das Werk allein unternimmt.

Ist es nach dem Hochzeitsflug auf dem Boden wieder angelangt, so wirft es zunächst seine Flügel ab. Dieselben brechen an einer präformierten Stelle durch. Bei manchen

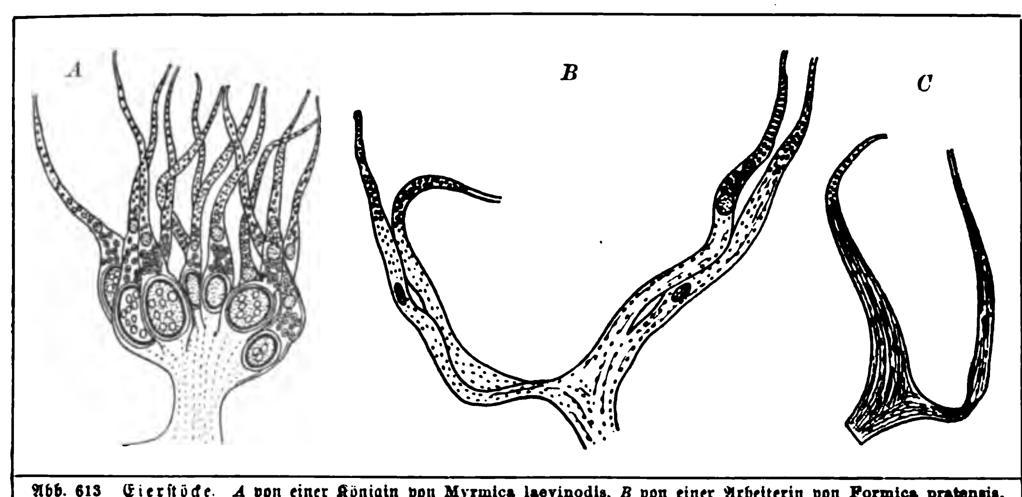


Abb. 613 Eierstöcke. *A* von einer Königin von Myrmica laevinodis, *B* von einer Arbeiterin von Formica pratensis, *C* von einer Arbeiterin von Lasius fuliginosus. Vergr. ca. 150 mal. Nach Bickford.

Arten erfolgt das Flügelabwerfen noch in der Luft, bei andern haften die Flügel sehr fest und werden erst während der Bautätigkeit der Königin allmählich abgescheuert. Die Königin sucht sich zunächst unter einem Stein oder einem Stück Rinde einen passenden Ort für die Gründung des Baues aus. Dort errichtet sie aus Lehm oder Erde eine kuppelförmige Zelle, in die sie sich selbst einmauert. Es ist dies der sogenannte „Kessel". Manchmal benutzt eine Königin auch irgendeinen passenden Raum, den sie in der Natur vorfindet, so ist auf Abb. 614 eine Königin dargestellt, die sich in dem verlassenen Puppenkokon eines Bockkäfers unter der Rinde eines Baumes niedergelassen hat.



Abb. 614. Camponotus pennsylvanicus, Königin mit ersten Arbeitern in neu gegründeter Kolonie. Nest im verlassenen Kokon eines Bockkäfers. Im Anschluß an Wheeler.

Eingeschlossen in ihrem „Kessel" beginnt die Königin alsbald mit der Eiablage. Da sie in ihrem selbstbestimmten Kerker keine Nahrung zur Verfügung hat, hält sie ihren Stoffwechsel auf eine ganz merkwürdige Art und Weise aufrecht. Sie verwendet eine Anzahl der zuerst abgelegten eigenen Eier zu ihrer Ernährung, wie wir das z. B. für die Königin der pilzbauenden Blattschneiderameisen früher S. 78 schon erwähnt haben. Vor allem dienen ihr aber solche Eier, um einen Nahrungsbrei für die ersten ausschlüpfenden Larven herzustellen. Wohlgeschützt vor allen Gefahren bringt also die Königin mit ihrer Brut einige Zeit in dem Kessel zu. Haben mehrere Königinnen sich in einem gemeinsamen Kessel eingemauert, so scheinen nach Beobachtungen, welche von Buttel-Reepen und Mrazek gemacht haben, beim Erscheinen der ersten Nachkommen die Königinnen einen Kampf auszufechten, nach welchem die Siegerin allein am Leben bleibt. Sind die ersten kleinen Arbeiterinnen erschienen, so wird die Königin sogleich bei der Brutversorgung entlastet. Die Arbeiterinnen bahnen sich einen Weg nach außen und schleppen Nahrung aus der Umgebung herbei. Der Stock wird erweitert, der Anfang zum eigentlichen Ameisenbau ist da. Sowie die Königin entlastet ist und reichliche Nahrung zugetragen bekommt, beginnen ihre Ovarien sich mächtig zu entwickeln, und sie produziert nun große Zahlen von Eiern. Dieselben werden von ihren Arbeiterinnen ihr sogleich abgenommen und gepflegt.

Dann und wann, bei manchen Formen auch als regelmäßige Erscheinung, findet die Staatengründung durch Vereinigung eines befruchteten Weibchens mit mehreren Arbeiterinnen statt, welche ihr bei der Rückkehr vom Hochzeitsflug begegnen. Dies ist vor allen Dingen bei solchen Arten der Fall, bei denen die Königinnen und die von ihr erzeugte Nach-

kommenschaft zur Selbstpflege unfähig sind. Sie sind dann, wie z. B. bei den Amazonenameisen, vollkommen auf fremde Arbeiter angewiesen.



Abb. 615. Kolonie von Acanthomyops Claviger (Nordamerika) Arbeiterinnen, geflügelte und ungeflügelte Königinnen, Männchen und Kokons der drei Stände. Photographie von Hubbard & Strong aus Wheeler.

Die ersten in einem neugegründeten Ameisenstaat geborenen Arbeiterinnen sind relativ klein, ihre Zahl ist zunächst ziemlich gering. Bald werden es ihrer aber immer mehr, allerdings schwankt die normale Volkszahl bei den einzelnen Ameisenarten sehr stark. Während z. B. in einem Ponerinennest 50—100 Arbeiterinnen enthalten sind, finden wir bei den Formica-Arten, welche die großen Hügelbauten in unsern Wäldern anfertigen, 50000—500000 Individuen in einer Kolonie; ja die zusammengehörige Volkszahl kann, wenn die eine Kolonie mit Zweigniederlassungen in enger Verbindung steht, Millionen betragen. Wenn wir also auch von vornherein annehmen dürfen, daß in solchen Riesenkolonien mehrere Königinnen enthalten sind, so hat doch jede einzelne von ihnen während ihres Lebens für eine ungeheure Eiproduktion zu sorgen. Allerdings lebt eine Ameisenkönigin, wie aus Beobachtungen in künstlichen Nestern hervorgeht, unter Umständen 10—15 Jahre.

Aus den kleinen Eiern der Ameisen schlüpfen nach 1—3 Wochen, je nach den Arten, Maden aus. Man kann in Ameisenhaufen diese weichen, zarthäutigen, augen- und fußlosen Stadien oft in großer Menge finden. Stets sieht man sie als Gegenstand der größten Sorge der Arbeiterinnen. Meist sind ihrer eine größere Zahl im gleichen Gebiet des Nestes beieinander. Denn je nach ihrem Alter werden sie von den Arbeiterinnen in denjenigen Teil des Nestes transportiert, in welchem die für sie geeignetsten Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse herrschen (Abb. 616). Schwankt der Feuchtigkeitsgrad, so werden sie sogleich, um ihre Austrocknung zu verhüten, von den Arbeiterinnen an eine andere Stelle gebracht. Stets sind sie blitzblank und sauber; denn die Arbeiterinnen sind unablässig beschäftigt, sie mit den Mundwerkzeugen zu reinigen. Auch gefüttert werden sie von den Arbeiterinnen, und zwar bekommen sie ausschließlich flüssige Nahrung, welche die Arbeiterinnen auf ihre

Mundteile hervorwürgen, vielfach scheint auch der Speichel der Arbeiterinnen eine Rolle bei der Ernährung zu spielen.

Nach einigen Wochen oder Monaten sind die Larven verpuppungsreif. Bei manchen Ameisenarten sind die Puppen ähnlich wie bei den Käfern nackt; man sieht dann am Körper alle Gliedmaßen frei hervorragen. Unsere bekanntesten einheimischen Arten dagegen spinnen sich vor der Verpuppung in einen Kokon ein. Derselbe ist von lederig weicher Beschaffenheit, und, da das in ihn eingeschlossene Tier ungefähr eiförmig zusammengekrümmt ist, so ist es nicht verwunderlich, daß man im Volk von alters her diese Ameisenpuppen als Ameiseneier bezeichnet. Die Dauer der Puppenruhe beträgt 18—22 Tage.



Abb. 616. Inneres eines Ameisenhaufens, um die Verteilung der Eier, Larven und Puppen nach ihrem Alter in verschiedenen Räumen zu zeigen. Nach André.

Bei der Behandlung der Puppen zeigen die Ameisenarbeiterinnen ihre sozialen Eigenschaften im glänzendsten Lichte. Schon beim Kokonspinnen pflegen sie die Larven zu unterstützen, indem sie sie in eine geeignete Stellung bringen und ihnen auch sonst behilflich sind. Noch ausgiebiger ist die Hilfe beim Ausschlüpfen aus den Kokons. Die letzteren werden vielfach von den Arbeiterinnen geöffnet, wobei bei manchen Arten die fertig entwickelten jungen Tiere noch weich aus ihrer Hülle hervorkommen, während bei anderen die Imagines schon erhärtet und dunkel gefärbt sind. Im ersteren Fall erfahren sie noch, da sie nicht bewegungsfähig sind, sorgfältigste Pflege durch die Arbeiterinnen. Also vom Ei an, welches von Arbeiterinnen der Königin nach dem Austritt aus der Geburtsöffnung weggenommen und an eine geeignete Stelle im Nest transportiert wird, bis zum fertigen Imagozustand steht die junge Ameise unter der beständigen Pflege ihrer Schwestern.

Am auffälligsten treten uns die sozialen Fähigkeiten der Ameisen entgegen, wenn wir ihre Baukunst studieren. Im Gegensatz zu den Bienen und Wespen tritt uns beim Nestbau eine große Mannigfaltigkeit entgegen, und das fällt uns nicht nur auf, wenn wir die Nester der verschiedenen Arten betrachten, sondern auch die einzelne Art zeigt eine große Fähigkeit. den Nestbau zu modifizieren und den gegebenen Verhältnissen anzupassen. Welche Plastizität der Fähigkeiten hier im Spiele ist, davon gibt uns eine früher schon kurz erwähnte Beobachtung von Forel ein geeignetes Beispiel. Derselbe hatte eine algerische, unter der Erde bauende Ameisenart (Myrmecocystus altisquamis) in seinen Garten in die Schweiz versetzt. Hier baute die Art im Gegensatz zu ihrer algerischen Heimat eine ganz kleine Nestöffnung, um sich besser gegen Angriffe anderer Ameisen verteidigen zu können.

Ehe wir die Architektur der Nester genauer ins Auge fassen, müssen wir einige Besonderheiten besprechen, welche mit dem Bewohnen von Nestern enge verknüpft sind. Nicht



Abb. 617. Großes Hügelnest von Formica exsecta Nyl., Untergrainau bei Garmisch, Oberbayern. Verkl. 1/30. Orig.-Photographie nach der Natur.

immer stellt ein Nest einen Staat für sich dar. Es ist leicht zu beobachten, daß zwischen benachbarten Haufen unserer Waldameisen (Formica rufa, exsecta, sanguinea u. a.) freundschaftliche Beziehungen herrschen. Sie gehören dann alle zu einem einzigen Staat. Es handelt sich um einen Hauptbau und eine Anzahl von Zweigniederlassungen. Noch häufiger als bei den haufenbauenden Ameisenformen sind solche Zweigniederlassungen bei baumbewohnenden Ameisen (z. B. Colobopsis, Dolichoderus und Pseudomyrma), da die Baumäste nur beschränkten Raum für die Höhlungen darbieten, so daß es leichter zur Übervölkerung kommt. Wir werden später noch darauf zu sprechen kommen, daß es auch zusammengesetzte Nester gibt, also solche, bei denen wir in einem Bau verschiedene Ameisenarten beieinander finden. Komplikationen der Architektur von Nestern werden auch dadurch bedingt, daß Nester, die von einer Art gebaut sind, später von einer andern bezogen werden. So kommt es vor, daß eine Ameisenart das Nest einer andern erobert. Escherich gibt als Beispiel an, daß eine Lasius flavus durch Formica pratensis aus ihrem Nest vertrieben wird. Letztere gibt nach einiger Zeit das Nest auf, und es zieht dann ein Volk von Tetramorium caespitum ein. Jede der drei Arten ist schließlich an der Architektur des Nestes mit seiner Bauweise beteiligt, so daß ein ganz merkwürdiger Mischtypus entsteht. Bei manchen Arten kommt ein regelmäßiger Umzug vor. Nach Wasmann hat Formica sanguinea häufig ein besonderes Frühjahrs- und Winternest. Das letztere in einer geschützteren Lage wird auch in heißen Hochsommern bezogen. Beim Umzug sieht man die Tiere in großen Scharen einhermarschieren, indem sie Eier, Larven und Puppen mitnehmen und auch manche ihrer eigenen erwachsenen Genossinnen mit sich transportieren. Es sind dies vielleicht Individuen, die, bisher nur im Innern des Nestes beschäftigt, die Gegend noch nicht kennen. Die meisten Ameisenarten haben allerdings keinen solchen periodischen Nestwechsel. Vielmehr sind sie imstande, an dem einen von ihnen bewohnten Neste solche Modifikationen anzubringen, daß Temperatur- und Feuchtigkeitsgrad im Bau dadurch reguliert werden. Also z. B. bei Hügelnestern kann durch verschiedene Wölbung des Haufens das Ablaufen des Regenwassers begünstigt werden. Es kann den Sonnenstrahlen eine größere Fläche dargeboten werden usw.

Nicht alle Ameisenarten bewohnen dauernd das gleiche Nest. In den Tropen gibt es eine Gruppe von Ameisen, die Wanderameisen (Dorylinen), welche ein Nomadenleben führen. Sie wandern von Ort zu Ort und halten sich in einer Gegend jeweils für einige Zeit an geschützten Stellen in morschem Holz, hohlen Bäumen oder Erdlöchern auf. Man bezeichnet die von ihnen ganz kunstlos angelegten Nester als Wandernester im Gegensatz zu den Dauernestern der übrigen Ameisen.

Letztere zeigen uns eine fast unerschöpfliche Mannigfaltigkeit in der Grundanlage und in der Form. Nach dem Baumaterial unterscheiden wir zunächst Erdnester. Diese bestehen aus einem ganzen Labyrinth in die Erde gegrabener Hohlräume, unter denen wir Kammern und diese, sowie sich selbst untereinander verbindende Gänge unterscheiden. Die Kammern

sind die Räume, in denen die Brut aufgezogen wird, in denen manche Formen Vorräte aufspeichern, die Honigameisen ihre Honigtöpfe aufhängen, die Pilzzüchter ihre Pilzgärten anlegen. Kurz, sie dienen allen möglichen Zwecken. Vielfach sind sogar besondere Abfallkammern vorhanden. Die Erdnester können sich ganz unter der Erde befinden, können kraterförmige Eingangswälle über der Erde aufweisen, können unter Steinen angelegt sein, können von kuppelförmigen Erdhaufen überdacht werden oder können schließlich oberhalb der Erde aus transportiertem Material besonders auf Bäumen errichtet sein. Die oberirdischen Teile solcher Erdbauten dienen verschiedenen Zwecken. Oft fördern sie den Abfluß des Regens oder beschützen sonstwie den Nesteingang. Vielfach dienen sie der Wärmeregulation. Das ist z. B. stets der Fall bei den Steinen, welche die Erdnester so häufig bedecken. Besonders gern bauen die Ameisen unter flachen Steinen, die sich stark erwärmen. Dann haben die Ameisen in den verschiedenen Etagen ihrer Bauten verschiedene Temperaturen. Sie können ihre Larven je nach dem Entwicklungszustand in die für sie in geeigneter Weise geheizten Räume bringen, und auch für die sonstigen Faktoren im Ameisenleben spielt die Möglichkeit der Wärmeregulierung eine große Rolle. Dem gleichen Zweck dienen die Erdkuppeln, die oft in der kunstvollsten Weise errichtet sind. Die Ameisen bauen sie hauptsächlich bei Regenwetter, wobei ihnen das Regenwasser als Bindemittel dient. Vielleicht verkleben sie auch die Erdklümpchen mit Drüsensekret. Bei der Arbeit bedienen sie sich außer ihrer wichtigsten Werkzeuge, der Mandibel, auch ihrer Vorderbeine. Die Kuppeln sind vielfach an Grashalmen und sonstigen Pflanzenteilen gestützt (Abb. 621); Gras wächst auch oft nachträglich auf ihnen, so daß sie bedeutend verfestigt werden. Manche Formen schleppen sogar kleine Steinchen zur Festigung des Kuppelbaues herbei; so Pogonomyrmex occidentalis nach Mc Cook. Die auf Bäumen errichteten Erdnester hat ihr Entdecker Ule als schwebende Nester oder Ameisengärten bezeichnet. Das Wurzelwerk von Pflanzen, und zwar ganz bestimmten Pflanzen, welche die Ameisen selbst auf ihren Bauten aussäen, verfestigt diese oft kugeligen, fast einem Badeschwamm gleichenden eigentümlichen Nester von Azteca- und Camponotus-Arten.

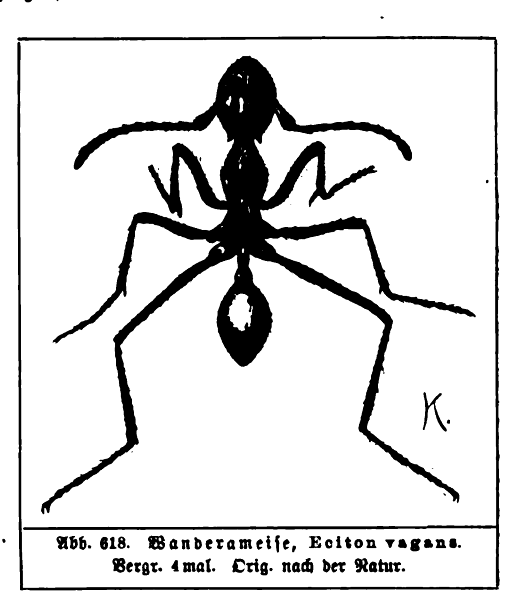


Abb. 618. Wanderameise, Eciton vagans. Vergr. 4 mal. Orig. nach der Natur.

Die Holznester und ebenso die Marknester gleichen in ihrer Architektur vollkommen den Erdnestern, insofern, als auch sie aus einem Labyrinth von Gängen und Kammern bestehen, welches nur in Holz statt in Erde ausgenagt ist. Die holzbewohnenden Ameisenarten, wie z. B. unsere einheimischen Camponotus-



Abb. 619. Erdhügelnest von Lasius niger, Untergrainau bei Garmisch. Verkl. 1/30. Orig.-Photographie nach der Natur.



Abb. 620. Holznest von Camponotus herculeus, in einem morschen Baumstumpf. Untergrainau bei Garmisch. Verkl. 1/50. Orig.-Photographie nach der Natur.

Arten, sowie die schon mehrfach erwähnte Gattung Colobopsis, vgl. Abb. 610, sind für ihre Bautätigkeit mit ganz besonders kräftigen Mandibeln versehen.

Als kombinierte Nester bezeichnet man z. B. die großen Ameisenhaufen unserer Wälder, welche hauptsächlich von den Formica-Arten angelegt werden (Formica rufa, sanguinea, exsecta u. a.) (Abb. 617). Sie bestehen aus genau den Erdnestern entsprechend angelegten unterirdischen Bauten und den darüber sich wölbenden Haufen von allerhand hauptsächlich pflanzlichem Material. Diese Haufen, die bis zu $1\frac{1}{2}$ m Höhe erreichen können, dienen hauptsächlich der Anreicherung von Wärme, welche entweder durch die Sonnenstrahlen zu ihnen gelangt oder vielleicht auch durch Gärung des Pflanzenmaterials erzeugt wird. Oft übertrifft die Temperatur in solchen Haufen die Außentemperatur um 10—15° C. Viele Ameisenarten, besonders in den Tropen, leben in Höhlungen, welche sie fertig in Pflanzen vorfinden. Manche Arten üben kaum eine weitergehende Bautätigkeit aus, außer daß sie etwa sich einen Eingang in die betr. Höhlung nagen. Wir werden später noch kurz auf die sogenannten myrmecophilen Pflanzen zurückkommen, bei denen meist Hohlräume von besonders günstiger Beschaffenheit für Ameisen vorhanden sind und von denen man daher vielfach geglaubt hat, sie stünden in einem besonderen Abhängigkeitsverhältnis zu gewissen Ameisenarten und umgekehrt.

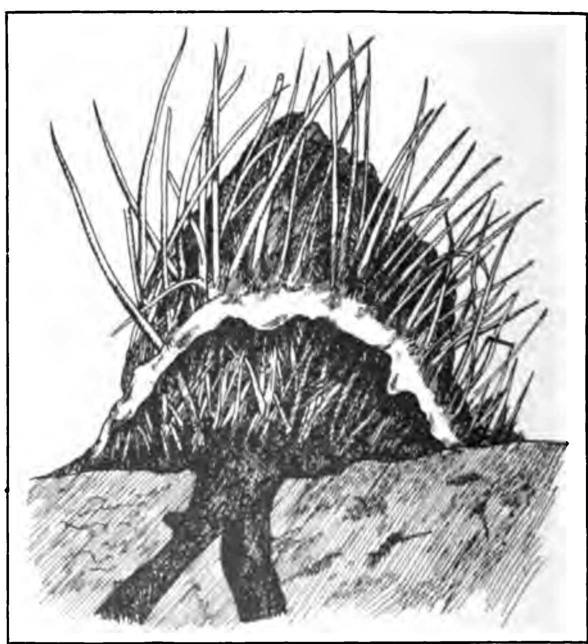


Abb. 621. Durchschnitt durch das Erdnest von Tapinoma erraticum nach Forel.

Die letzte Gruppe von Nestern, die wir hier ins Auge fassen wollen, sind solche, bei deren Bau Produkte des Ameisenkörpers eine wichtige Rolle spielen. Der erste hieher gehörige Typus ist derjenige der sogenannten Kartonnester. In Europa gibt es nur wenige Formen, welche solche bauen. Lasius fuliginosus ist ein Beispiel hierfür. Auch bei diesen Arten finden

wir ein Labyrinth wie in den Erd- und Holznestern. Es ist aber nicht aus festem Material herausgenagt, sondern aufgebaut aus einer Masse, die ähnlich wie bei Wespen und stachellosen Honigbienen der Tropen aus Holzmehl besteht, das durch die Tätigkeit der Mandibel hergestellt ist und mit einem leimigen Sekret aus der Oberkieferdrüse zusammengehalten wird. Solche Kartonnester kommen in den Tropen viel häufiger vor, so z. B. bei den Gattungen Camponotus, Azteca, Crematogaster und Dolichoderus. Manche von ihnen erinnern durch die Art des Überzugs und durch die papierdünne Beschaffenheit der Wände sehr stark an Wespennester. Sie haben oft eine enorme Größe. Manche Arten von Polyrhachis, Dolichoderus, und Cremastogaster bauen aber ganz kleine Nester, die etwa wallnuß- bis hühnereigroß sind und Platz auf der Fläche eines Baumblattes finden. Bald ist das Baumaterial bei ihnen kartonartig, bald besteht es aus einem feinen Seidengespinst. Und damit gelangen wir zur Schilderung eines Bautypes von Ameisennestern, der uns eines der Wunder des Ameisenstaates vor Augen führt. Es sind dies die sogenannten Gespinstnester, wie sie z. B. bei den Oecophylla-Arten, auch bei Polyrhachis und Camponotus senex, vorkommen. Ich habe selbst Gelegenheit gehabt, die höchst merkwürdige Bauweise dieser Nester bei Oecophylla smaragdina, welche ich als die Weberameise bezeichnet habe, in Ceylon zu beobachten. Die Weberameisen bauen ihre Nester auf lebenden Bäumen und Sträuchern, deren Blätter sie als Wandbestandteile des Baues ver-

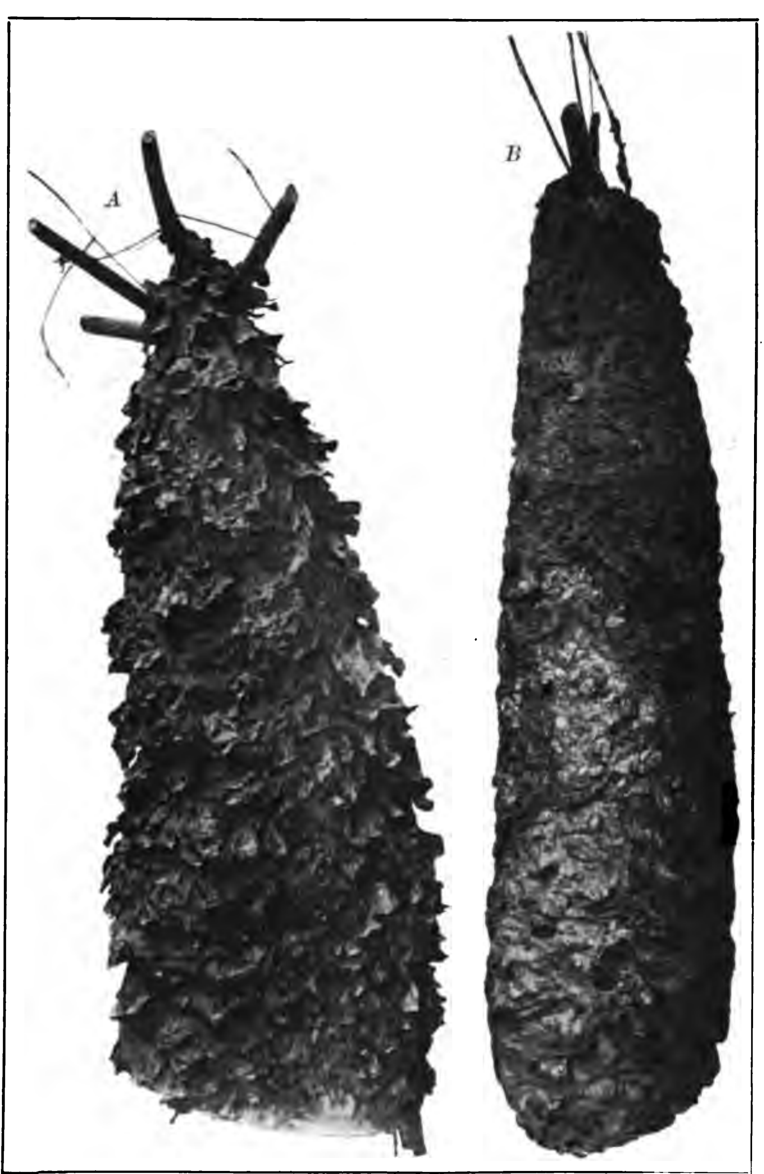


Abb. 622. Kartonnester südamerikanischer Ameisen. *A* von Cremastogaster stadelmanni Mayr, *B* von Dolichoderus gibbosus Sm. subsp. analis Emery. Verkl. 1/20. Orig. nach der Natur. Exemplare in der Münchner Zoologischen Staatssammlung.



Abb. 623. Nest der roten Weberameise (Oecophylla smaragdina Fabr.). $^1/_3$ der natürl. Größe. Doflein, Ostasienfahrt.

wenden. Die Blätter werden untereinander durch ein feines seidenartiges Gewebe verbunden. Zunächst schien es ein großes Rätsel, woher die Ameisen dieses Gewebe beziehen, denn sie haben ja im erwachsenen Zustand keine Spinndrüsen. Aber wir haben früher schon gehört, daß die Larven der Ameisen einen Kokon zu spinnen vermögen. Tatsächlich stammt der Spinnstoff an den Nestern der Weberameisen aus den bei dieser Art ganz enorm entwickelten Spinndrüsen der Larven (Abb. 624 I). Ich konnte beobachten, wie beim Bau der Nester eine große Anzahl von Arbeiterinnen in Reih und Glied aufmarschiert, um die Ränder der zu vereinigenden Blätter einander zu nähern. Zu diesem Zweck packten sie mit den Mandibeln den Rand des einen Blattes, hakten sich mit den drei Beinpaaren fest auf die Oberfläche des andern Blattes und zogen die Ränder aneinander heran. Nach Beobachtungen anderer Forscher bilden die bei dieser Tätigkeit beschäftigten Arbeiterinnen nicht immer nur eine einfache Reihe, sondern, wo der Zwischenraum zwischen zwei Blättern größer ist als die Länge eines Ameisenkörpers, da bilden mehrere Tiere eine Kette, um den Spalt zu überbrücken, indem sie sich gegenseitig mit den Mandibeln um die Taille fassen. Ruckweise wurden nach meinen Beobachtungen die Ränder der Blätter einander näher gebracht. Ist das ziemlich weit gediehen, so nahte von der Innenseite eine weitere Schar von Arbeiterinnen, deren jede eine Larve der eigenen Art zwischen den Mandibeln trug (Abb. 625). Sie preßten sie fest zusammen und führten nun mit ihnen eine ganz merkwürdige Tätigkeit aus. Sie setzten das Vorderende der Larve an den Blattrand der einen Spaltseite an, warteten ein wenig, als ob sie dort durch Andrücken des Larvenkopfes das Ende des von der Larve zu spinnenden Fadens anklebten, und fuhren dann mit dem Kopf quer über die Spalte herüber und wiederholten auf der andern Seite dieselbe Prozedur. So spannen sie ein festes Gewebe über den Spalt herüber, indem sie die Fäden vielfach sich überkreuzen ließen. Man kann also direkt sagen, daß diese Ameisen ihre Larven als Spinnrocken und zu gleicher Zeit als Weberschiffchen benützen (Abb. 626). Wir haben also hier eine fast einzig im Tierreich dastehende Tatsache vor uns, einen der wenigen Fälle, in denen wir ein Tier sich eines Werkzeuges bedienen sehen.

Wir wollen an dieser Stelle nicht auf die Modifikationen eingehen, welche Ameisennester

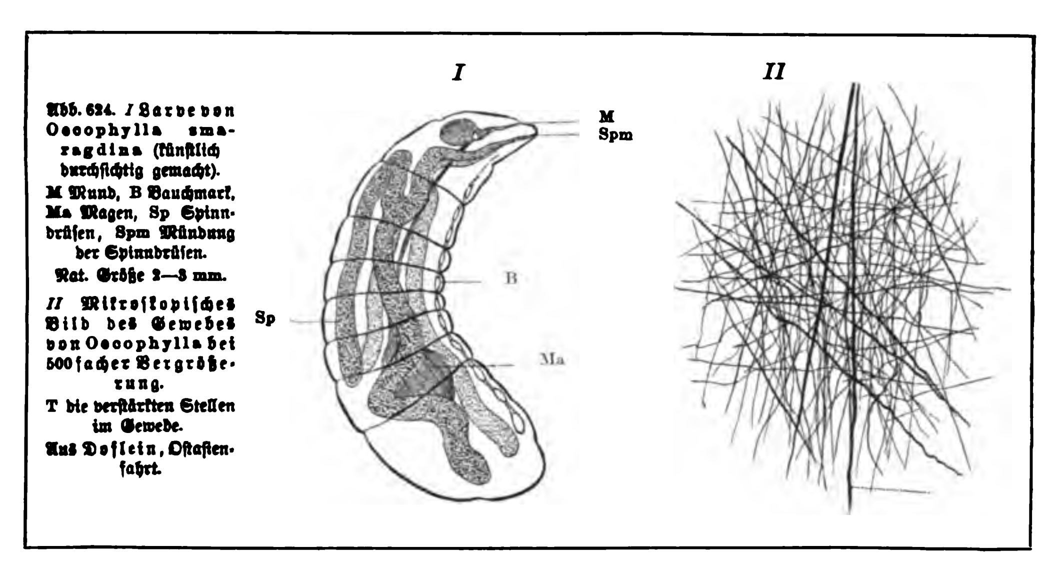


Abb. 624. *I* Larve von Oecophylla smaragdina (künstlich durchsichtig gemacht). M Mund, B Bauchmark, Ma Magen, Sp Spinndrüsen, Spm Mündung der Spinndrüsen. Nat. Größe 2—3 mm. *II* Mikroskopisches Bild des Gewebes von Oecophylla bei 500facher Vergrößerung. T die verstärkten Stellen im Gewebe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

dadurch erfahren, daß sie entweder zusammengesetzte Nester oder gemischte Kolonien sind. Wir werden später noch darauf zurückkommen. Hier sei nur kurz auf die sonstigen Bauten der Ameisen hingewiesen. Viele Arten bauen zwischen den einzelnen zusammengehörigen Nestern oder zu bestimmten futterreichen Plätzen oder zu sonstigen Zwecken Straßen. Dieselben sind von allen die Bewegung hindernden Gegenständen, Holzstückchen, Steinen u. dgl. sorgfältig gesäubert. Ja bei manchen Arten, so z. B. bei unsern Lasius-Arten, sind sie sogar mit Erdklümpchen überwölbt oder zum Teil unterirdisch geführt. Die Oecophylla-Arten errichten sich sogar besondere nestartige Pavillons um Blattlauskolonien oder um Stellen an Bäumen, an denen Saft ausfließt, als Nebenbauten. Besondere Blattnester zur Zucht von Cikaden aus der Gattung Tettigometra bauen auch Arten der Gattung Azteca.

Die Ameisen sind ausgesprochen omnivore Tiere. Als Eiweißquelle dient ihnen vor allem die Tierwelt, sie sind meist sehr eifrige Räuber. Man kann wohl mit Recht sagen, daß unsere Wälder den forstschädlichen Insekten unterliegen würden, wenn die Ameisen nicht wären. Ungeheure Mengen von Raupen, Käfern, Fliegen, Larven von andern Ameisen, Termiten, Asseln usw. werden von ihnen getötet und gefressen. Man hat berechnet, daß von einem großen Ameisenhaufen an einem Tag bis zu 100000 Insekten getötet werden. Ihren Bedarf an Kohlehydraten wissen die Ameisen auf mannigfache Weise zu decken. Sie suchen sich

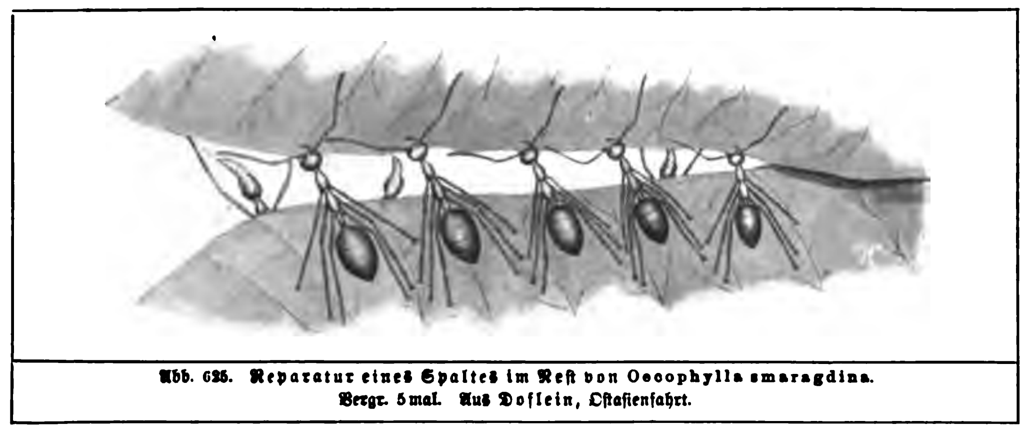


Abb. 625. Reparatur eines Spaltes im Nest von Oecophylla smaragdina. Vergr. 5mal. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

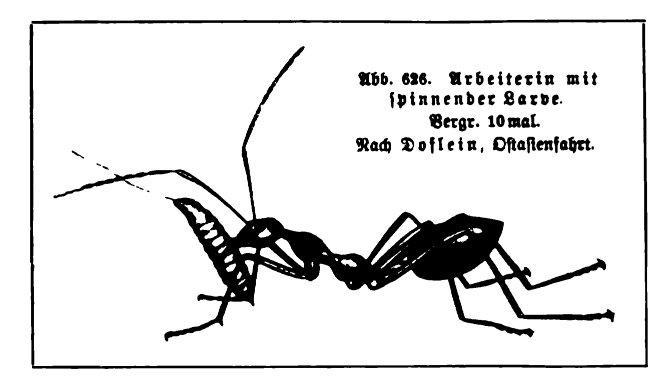


Abb. 626. Arbeiterin mit spinnender Larve. Vergr. 10mal. Nach Doflein, Ostasienfahrt.

Pflanzenhonig, zuckerhaltige Pflanzenteile, Pilze, Früchte. Stets zeigen sie eine sehr große Vorliebe für Süßigkeiten, wie mit Leichtigkeit jederzeit beobachtet werden kann, wenn in einer ländlichen Wohnung Zucker, Honig oder sonst etwas Süßes stehen gelassen wird. Vor allem finden sie Zucker in den Exkrementen der Pflanzenläuse, welche noch viel unverdaute Saccharide enthalten. (Vgl. hierzu unten S. 746.)

In der Regel geht jede einzelne Ameise für sich allein aufs Beutesuchen aus. Kleinere Objekte werden draußen aufgefressen, größere mit Hilfe herbeigeholter Genossen ins Nest geschafft. Das Gefressene wird im Kropf aufgespeichert, und dieser Nahrungssaft wird gegenseitig weitergegeben. Eine satt heimkehrende Ameise wird von den hungrigen Genossinnen im Nest empfangen. Sie wird von ihnen mit den Fühlern betrillert. Die ankommende und eine der empfangenden stellen sich mit dem Kopf gegeneinander, und auf die Unterlippe der Heimkehrenden tritt alsbald ein Tropfen des Kropfinhaltes, welcher von der Genossin begierig geschlürft wird (Abb. 628).

Nicht alle Ameisen jagen einzeln, wie das z. B. die nordafrikanischen Jagdameisen aus der Gattung Myrmecocystus tun, welche in ihren Nestern oft besondere Vorratskammern besitzen, in die jede Ameise das auf der Jagd erbeutete Insekt trägt. Formica sanguinea jagt in Trupps, während die Dorylinen der Tropen in kolossalen Heeren von Hunderttausenden von Individuen ihre Jagdwanderungen unternehmen, deren insektenvertilgende Wirkung wir früher S. 184 schon erwähnt haben.

Die vorwiegend pflanzenfressenden Ameisen bieten eine ganze Menge von besonderen Erscheinungen in ihrem Leben dar, die wir nicht unerwähnt lassen dürfen. In den Mittelmeerländern sind die schon von Salomon besungenen körnersammelnden Ameisen ziemlich häufig. So lebt z. B. Aphaenogaster barbarus L. in großen Völkern in unterirdischen Nestern, in denen große besondere Kornkammern angelegt sind. In diese sammeln die Ameisen Grassamen, vor allem Getreidekörner. Sie nehmen nicht nur abgefallene Körner, sondern pflücken sie direkt von den Halmen und wandern zum Zwecke des Diebstahls in Getreidemagazine. Die Samen werden gut trocken aufgehoben, vor dem Verzehren erfahren sie aber eine ganz merkwürdige Behandlung. Sie werden bei Regenwetter vor dem Nest ausgebreitet und so lange liegen gelassen, bis sie gerade anfangen zu keimen. Dann werden die Keimblätter

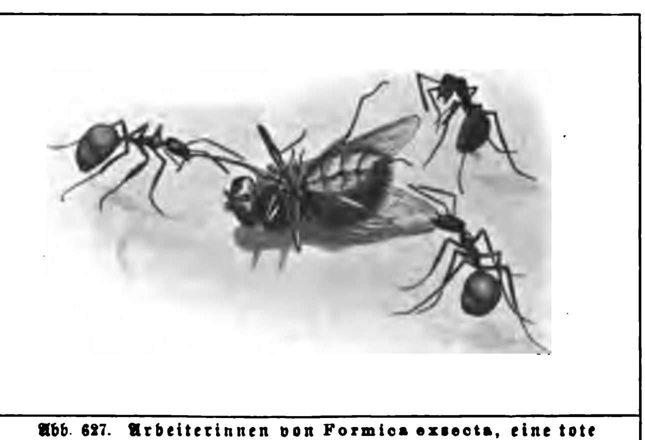


Abb. 627. Arbeiterinnen von Formica exsecta, eine tote Fliege transportierend. Etwas vergrößert. Orig. nach der Natur.

abgeschnitten und die Samen wieder getrocknet. Auf diese Weise ist dasselbe mit dem Samen durchgeführt worden, was wir Menschen tun, wenn wir Getreide mälzen. Durch den Keimungsprozeß wurde die Stärke in den Samen in Zucker umgewandelt. Damit dieser Zucker nicht selbst von der Pflanze verbraucht werde, wurde der Keimungsprozeß im richtigen Moment abgebrochen. Neuerdings wird diese Deutung des Getreidesammelns bei Aphaenogaster (= Messor) barbarus bestritten; es wird behauptet, daß auf dem Getreide, ähnlich wie bei den Blattschneidern, ein Pilz (Aspergillus niger) gezüchtet werde. Eine solche grassamensammelnde Ameise ist auch Pogonomyrmex. Früher wurde sie als ackerbautreibende Ameise bezeichnet. Es ist dies aber unbegründet. Die in der Nähe ihres Nestes oft in größerer Menge wachsenden Grasarten sind nicht absichtlich ausgesät, sondern auf verlorene Körner zurückzuführen. Auch sonst sammeln viele Ameisen Pflanzensamen und tragen dadurch oft zu deren Keimung an geeigneten Orten und somit zur Verbreitung der betreffenden Pflanzen bei. Unsere einheimischen Ameisen, z. B. Lasius niger, Formica rufa u. a., lieben besonders gewisse Pflanzensamen, z. B. von Veilchen, Wachtelweizen, Ehrenpreis, Bienensaug, Schneeglöckchen und anderen Pflanzen, welche einen an Öl reichen Anhang, die Nabelschwiele oder das Elaiosom besitzen. Die Ameisen schleppen solche Samen von weit her in ihre Nester, beißen die Elaiosome ab und tragen dann die Samen wieder hinaus. Diese haben ihre Keimfähigkeit nicht verloren und gehen entlang den Ameisenstraßen auf. Eine Anzahl kleiner Kolonien von Lasius niger hatte nach Sernander in 8 Wochen 638 Samen von Veronica hederifolia in dieser Weise verschleppt. Viele unserer Pflanzen, besonders des Buchenwaldes, sind in dieser Weise „myrmecochor".



Abb. 628. Arbeiterin von Lasius niger, eine Genossin fütternd. Vergr. 3mal. Orig. nach dem Leben.

Die merkwürdigen Gewohnheiten der Honigameisen und der pilzzüchtenden Formen haben wir bereits früher erörtert. So sei hier in Kürze nur noch auf jene Beziehungen von Ameisen zu Pflanzen hingewiesen, die man als Myrmecophilie bezeichnet. Wir haben bei Besprechung der Blattschneiderameisen erfahren (S. 75), daß jene der Pflanzenwelt der Tropen einen sehr erheblichen Schaden zufügen. Es scheint nun, daß aus der Ameisenwelt den Pflanzen auch Verteidiger entstanden sind. Jene Ameisen nämlich, welche, wie wir oben erwähnt haben, natürliche Hohlräume der Pflanzen bewohnen, verteidigen dieselben gegen alle möglichen Schädlinge, besonders gegen andere Ameisenarten. So kommt in den Hohlräumen zwischen den Stammgliedern von Cecropia in Brasilien eine kleine schwarze Ameise, Azteca mülleri vor, welche die Pflanze gegen die Atta-Arten aufs lebhafteste verteidigen soll (Abb. 629). Man glaubte nun gewisse Bildungen der Pflanze als im Interesse der Ameisen entstanden betrachten zu dürfen. Bei Cecropia befinden sich über den Zwischenwänden der Glieder dünnwandige Stellen, durch welche die Ameisen sich mit Leichtigkeit einen Eingang in die innere Höhlung nagen können. Bei vielen tropischen Akazien finden wir große hohle Dornen, die regelmäßig von Ameisenarten bewohnt werden (Abb. 630). Die gleichen Akazien haben an ihren Blättern merkwürdige nährstoffreiche Bildungen, die sogenannten Beltschen Körperchen, die von den Ameisen mit Vorliebe gefressen werden. Ähnliche gallenartige Bildungen finden sich in der Nähe jener dünnwandigen Stellen an den Cecropien. Man dachte nun, dieselben seien von der Pflanze als Anlockungsmittel ausgebildet, um die verteidigenden Ameisen an sie zu fesseln. Neuerdings haben manche Beobachtungen dazu geführt, an



Abb. 629. Nest von Azteca muelleri im Stamm einer Cecropia.
Verkl. 1/2. Orig.-Photographie nach der Natur.

solchen Gesetzmäßigkeiten der Zusammenhänge zu zweifeln. Wenn die Pflanzen auch gelegentlich Schutz von ihren kampflustigen Bewohnern erfahren, so sind doch Pflanze und Tier nicht aneinander gebunden und kommen jedes unabhängig von dem andern vor. Der Schaden, den die Pflanze erfährt, und der Schutz, den ihr die Ameise bringen kann, sind nicht sehr beträchtlich.

Im Zusammenhange dieses Kapitels muß es uns nun vor allem interessieren zu hören, wie sich die Ameisen gegenüber anderen tierischen Individuen verhalten. Es ist zunächst hervorzuheben, daß die Ameisen zu den unfriedfertigsten, streitlustigsten Tieren gehören. Nicht nur mit andern Tierarten, mit andern Ameisenarten, sondern auch mit den Angehörigen der gleichen Art, sofern sie einem andern Nest angehören, fangen sie jederzeit sofort Streit an. Benachbarte Nester, einerlei ob von verschiedenen oder von der gleichen Art, stehen in einem unausgesetzten Kampf. Es sind immer Grenzstreitigkeiten im Gange, die dadurch entstehen, daß die Bewohner jedes Nestes beständig ihr Wohngebiet auszudehnen suchen. Auch handelt es sich vielfach um den Raub von Vorräten, welche die Ameisen anderen während des Transportes oder gar im Neste zu entwenden suchen. In der Regel stehen sich alle Ameisen feindselig gegenüber, sofern sie nicht demselben Neste angehören.

Es gibt allerdings auch sogenannte zusammengesetzte Nester; dieselben können auf einer zufälligen Vereinigung verschiedener Ameisenvölker beruhen. Wenn z. B. zwei verschiedene Arten in der Nähe voneinander zu bauen begonnen haben, so können während des Wachstums der Kolonie die beiden Nester vollkommen in eins zusammenfließen. Allerdings die inneren Bauten bleiben stets getrennt. Die beiden Arten haben im Anfang im

Kriegszustand miteinander gestanden; da keine die andere vollkommen überwand, ergab sich ein latenter Zustand, ein Frieden, der nur so lange währt, bis besondere Umstände eintreten. Wird z. B. das Nest der einen Art künstlich geöffnet, so dringt die andere sofort raubend und mordend in dasselbe ein.

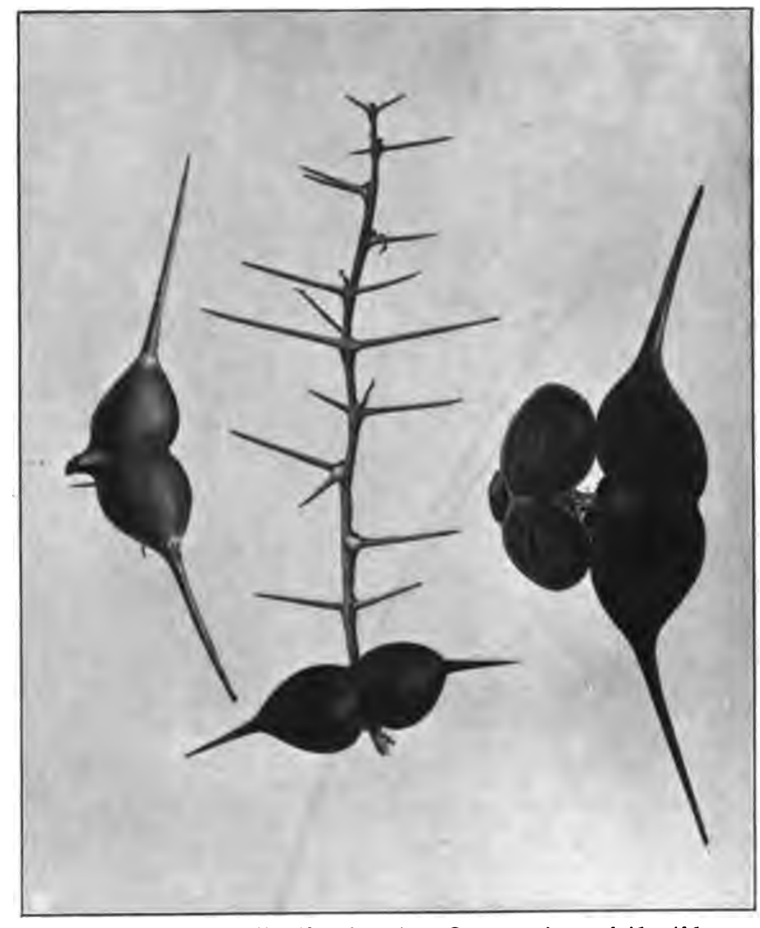


Abb. 680. Hohle von Ameisen bewohnte Dornen einer afrikanischen Akazienart.
Nat. Größe. Orig.-Photographie nach Objekt der Münchner Zoolog. Staatssammlung.

Zusammengesetzte Nester verdanken aber auch einer gesetzmäßigen Vereinigung verschiedener Arten ihren Ursprung. So findet man in den Bauten größerer Ameisenarten ganz kleine Formen, welche man als Diebsameisen bezeichnet. Bei Formica sanguinea, fusca, pratensis, Arten von Polyergus, Lasius, Myrmica und Tetramorium kommt z. B. eine ganz kleine gelbe Ameise: Solenopsis fugax Latr. vor. Die Gänge ihres Baues befinden sich in der Wandsubstanz des Nestes ihres Wirtes. Man kann sie geradezu mit Mauselöchern vergleichen; aber die Diebsameisen sind viel weniger harmlose Einmieter als die Mäuse in den Häusern der Menschen; denn sie besitzen Giftstachel und sind imstande, da sie vielfach in großen Mengen vorkommen, ihre großen Wirte zu töten. Was sie aber vor allen Dingen zu bedenklichen Erscheinungen im Ameisenbau macht, ist die Tatsache, daß sie die Larven und Puppen ihrer Wirte rauben und fressen.

Merkwürdigerweise kommen auch kleine Ameisen als Einmieter in den Bauten größerer Arten vor, welche von den letzteren freundlich geduldet werden. Diese sogenannten Gastameisen, von denen es bei uns auch nur eine Art gibt, nämlich Formicoxenus nitidulus Nyl., kommen in kleinen Kolonien vor und tun ihren Wirten absolut keinen Schaden. Ja, bei einer Gastameise, Leptothorax emersoni, einer nordamerikanischen Art, werden die Arbeiterinnen sogar von ihren Wirten, Myrmica brevinodis, gefüttert.

Die seltsamsten Erscheinungen im Ameisenleben finden wir in den sogenannten gemischten Kolonien. Öffnen wir den Bau einer gemischten Kolonie, so bemerken wir oft ganz verschiedene Ameisenarten, welche da in vollstem Frieden in gemeinsamem Haushalte

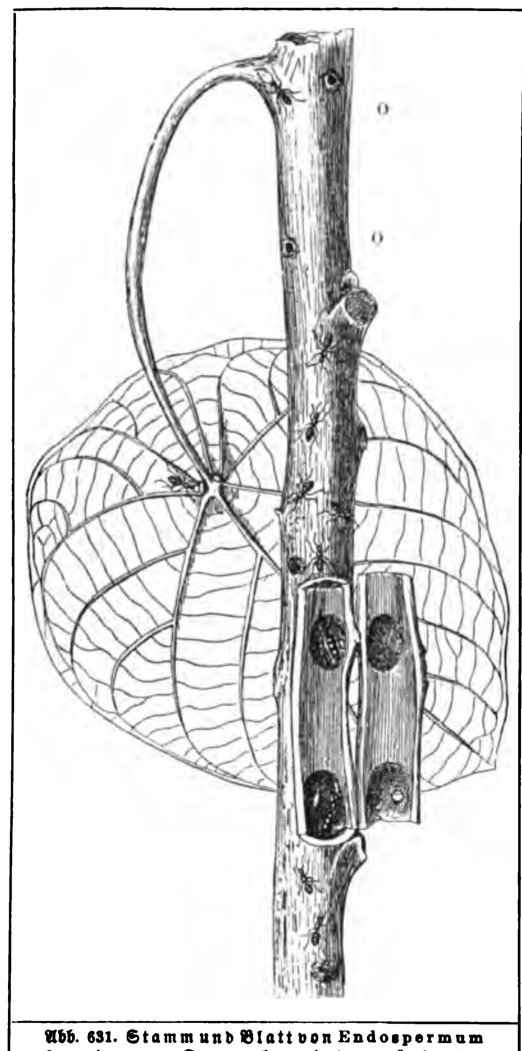


Abb. 631. Stamm und Blatt von Endospermum formicarum; Stamm bewohnt von Kolonien von Camponotus quadriceps. Bei O, O zwei Öffnungen, an der Vereinigungsstelle von Blatt und Stiel zwei Nektarien. Nach Dahl.

leben. Genauere Forschungen haben gezeigt, daß dieser gemeinsame Haushalt darauf beruht, daß gewisse Ameisenarten die Gewohnheit angenommen haben, Sklaven zu halten. Die Weibchen mancher Ameisen haben die Fähigkeit verloren, selbständig neue Kolonien zu gründen. Wir haben früher schon gehört, daß befruchtete Ameisenköniginnen von Arbeitern derselben Art aufgenommen werden können; diese Handlung kann den Ausgangspunkt für die Gründung eines neuen Staates bilden. Es können aber solche Königinnen auch von Arbeitern einer andern Art aufgenommen werden, und schließlich kann die Vereinigung auch mit einem befruchteten Weibchen einer andern Art stattfinden, welches dann mit der eigenen Brut auch die der fremden Königin aufzieht. Diese beiden letzten Methoden führen zur Bildung von gemischten Kolonien. Es fehlt uns hier der Raum, um die vielen eigenartigen Stufen, welche Instinkt und Gewohnheiten bei der Bildung dieser gemischten Kolonien durchlaufen, im einzelnen zu besprechen. Es muß uns hier der Hinweis genügen, daß z. B. in Kolonien, welche durch Aufnahme einer befruchteten Königin durch Arbeiter einer fremden Art entstanden sind, wenn letztere, die sogenannten Hilfsameisen, infolge des Mangels einer eigenen befruchteten Königin ausgestorben sind (also z. B. bei Formica sanguinea) von den aus den Eiern der Königin entstandenen Arbeitern Puppen in fremden Nestern geraubt werden. Eine gemischte Kolonie, welche primär eine Adoptionskolonie war, wird so sekundär zu einer Raubkolonie. Der Raub der Puppen findet während regulärer Kriegszüge statt, wobei ein fremdes Nest überfallen wird, die Verteidiger in Massen getötet und zurückgeschlagen werden, um das Ziel zu erreichen, zu den Puppen zu gelangen und diese zu rauben. Sie werden in das eigene Nest transportiert, dort sorgfältig gepflegt, und, sobald sie ausgekrochen sind und ihre Instinkte erwachen, beginnen sie sogleich, die ihnen eigentümlichen Tätigkeiten im Interesse ihrer artfremden Herren auszuüben. Sie bauen deren Nest, sie schleppen Nahrung für sie herbei, sie pflegen die von deren Königin erzeugte Nachkommenschaft, kurz, sie stellen ganz regelrecht eine Sklaventruppe im Dienste ihrer Herren dar. Die höchste Entwicklung der Sklaverei finden wir bei den Amazonenameisen, welche z. B. bei uns durch Polyergus rufescens vertreten sind. Es ist dies eine Ameise, die sich von allen übrigen einheimischen Arten durch die gänzlich verschiedene Bildung ihrer Mandibel

unterscheidet. Diese sind nämlich nicht mehr Werkzeuge wie bei den andern Ameisenarten, sondern stellen furchtbare Waffen dar (Abb. 633). Sie sind nicht breit abgestumpft und mit Zacken versehen, sondern spitz und scharf wie Dolche. Die Amazonenameisen arbeiten auch nicht; sie sind dazu gar nicht imstande, ja ihnen fehlt sogar die Fähigkeit zur selbständigen Nahrungsaufnahme. Sie müssen von ihren Sklaven gefüttert werden. Isoliert man Arbeiterinnen von Polyergus, so verhungern sie, selbst wenn die reichlichste Nahrung für sie bereit steht. Der Hunger löst bei ihnen nur den Trieb aus, bei ihren Sklaven durch Betrillern mit den Fühlern Nahrung zu verlangen, welche ihnen auch bereitwillig gegeben wird. Sie mögen noch so hungrig sein, sie machen keinen Versuch zum selbständigen Fressen. Dagegen sind sie furchtbare, gewaltige Krieger. Man kann sie ausziehen sehen, wie sie, eine Armee bildend, in gerader Linie auf das Nest etwa einer Formica-Art, z. B. von Formica fusca oder pratensis, losziehen. In der Nähe des Nestes macht die Spitze halt. Einzelne der an der Spitze marschierenden Individuen kehren um, offenbar um die Mitteilung von der Ankunft am richtigen Orte allen andern zu übermitteln. In einem dichten Haufen stürzt die Polyergus-Armee, sobald sie sich gesammelt hat, auf das Nest des Feindes, welches auf der Außenseite meist schon mit Hunderten von Verteidigern bedeckt ist. Bei dem Handgemenge, welches sich entspinnt, kann man die enorme Wirksamkeit der Waffen der Amazonen ohne weiteres erkennen. Mit plötzlichem Ruck nimmt eine solche den Kopf einer der überfallenen Ameisen zwischen ihre Mandibel und mit einem Biß ist der Kopf und damit das Gehirn derselben durchbohrt. Überall stürzen Amazonen in die Eingänge des Nestes, und in kürzester Frist sieht man sie aus demselben wieder hervorströmen, beladen mit geraubten Puppen, mit denen sie sich schleunig auf den Rückweg in ihr eigenes Nest begeben. Der Anfang des Rückzuges geht unter beständigen Gefechten vor sich; denn die Verteidiger fallen mit Wut über die Räuber her, aber deren furchtbaren Waffen können sie nicht widerstehen. Auch die Verfolgung dauert nicht lange, da die Amazonen sehr rasch wandern. So werden denn die Puppen in das Nest der Räuber getragen, und die aus ihnen hervorgehenden Nachkommen sind dazu verurteilt, für Fremde zu arbeiten.



Abb. 632. Gemischte Kolonie, bestehend aus Arbeitern von Camponotus pennsylvanicus, Formica subsericea und Aphaenogaster picea, von Miß Fielde künstlich zusammengebracht und aneinander gewöhnt.
Nat. Größe. Photographie von Hubbard & Strong. Aus Wheeler.

Ganz besonders merkwürdig sind die Beziehungen, in welche Ameisen zu anderen Tierarten treten. Wir haben früher schon erwähnt, daß die Ameisen sehr große Liebhaber von

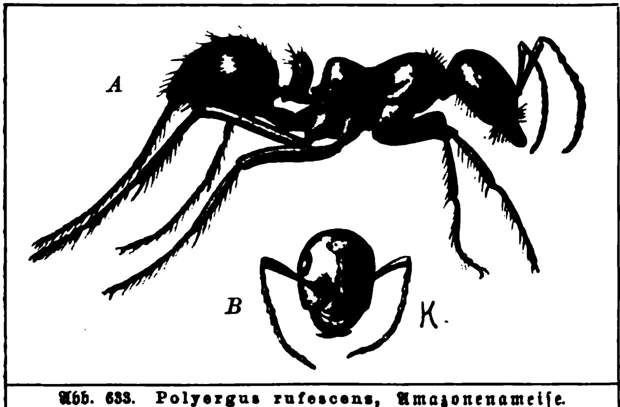


Abb. 633. Polyergus rufescens, Amazonenameise. A ganzes Tier von der Seite, B Kopf von vorn, um die ungezähnten, dolchförmigen Mandibel zu zeigen. Vergr. 10mal. Orig. nach der Natur.

Süßigkeiten sind. Diese Süßigkeiten werden ihnen vielfach von anderen Tieren, von Blattläusen, Schildläusen und den Raupen der Bläulinge, geliefert. Von den ersteren ist in einem früheren Kapitel S. 207 geschildert worden, in welcher Weise sie die zuckerhaltigen Zellsäfte aus den Pflanzen saugen. Den aufgenommenen Zellinhalt vermögen sie nur unvollkommen zu verdauen, und so enthalten ihre Fäkalien vor allem reichlich unverarbeiteten Zucker. Dieser wird von den Ameisen sehr begehrt, und um dieser Exkremente willen suchen sie mit Begierde die Blattläuse auf. Wie auf der Abb. 159 S. 207 dargestellt ist, pflegen sich die Ameisen hinter die Blattläuse zu stellen und deren Rücken mit ihren Fühlern zu betrillern. Als Folge dieser Behandlung hebt nach einiger Zeit die Blattlaus ihren Hinterleib in die Höhe und läßt aus dem After einen klaren, gelben Tropfen hervortreten, den die Ameise begierig aufleckt. Die Blattläuse werden von den Ameisen gegen ihre Feinde verteidigt; Blattlauseier werden von den Ameisen gesammelt, die Wintereier oft in den Stöcken aufbewahrt und die aus ihnen ausschlüpfenden jungen Blattläuse im Frühjahr an die geeigneten Pflanzen getragen. Außer den gewöhnlichen Blattläusen sind es besonders Wurzelläuse, die von den Ameisen sogar in den Nestern gehalten werden. Da diese Nester oft um die Wurzeln von Pflanzen herum angelegt werden, so bei Lasius flavus und L. umbratus, und die Ameisen an diesen die Wurzelläuse züchten, so richten sie nicht selten, wie auch durch das Verschleppen von Blattläusen, an Forst- und Gartenkulturen erheblichen Schaden an. Manche Ameisenarten leben sogar fast ausschließlich von Blattlausexkrementen, so z. B. Lasius flavus, auch andere Lasius-Arten sowie Vertreter der Gattungen Camponotus und Myrmica. Das gegenseitige Verhältnis, bei welchem den Blattläusen Schutz zuteil wird, die Ameisen dagegen süße Nahrung empfangen, bezeichnet man auch als Trophobiose.

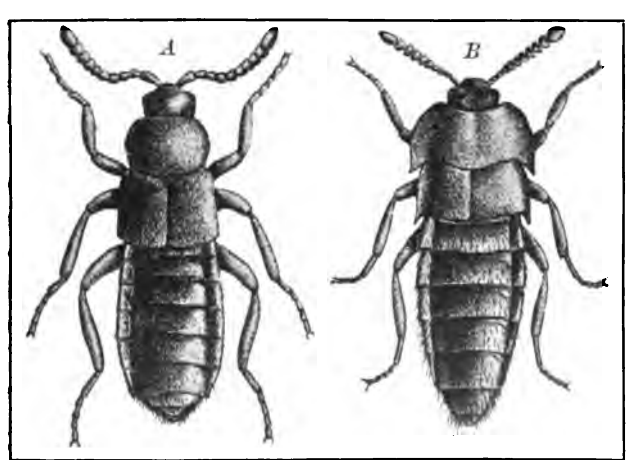


Abb. 634. A Myrmedonia funesta, eine Synechthre von Lasius fuliginosus Latr., B Dinarda dentata, Synöke von Formica sanguinea. Nach Wheeler.

Eine ganze Anzahl von Tieren, welche zu den Ameisen in einer ganz merkwürdigen engen Beziehung stehen, bezeichnen wir als Myrmekophile. Wasmann, welcher die eingehendsten Studien über diese Tiere gemacht hat, teilt sie nach der Art ihrer Beziehungen in drei Hauptgruppen; diesen schließt er als vierte noch die Parasiten der Ameisen an, die wir hier nicht genauer besprechen wollen.

Die erste Gruppe von Myrmekophilen sind die sogenannten **Synechthren** oder feindlich verfolgten Einmieter. Es sind dies hauptsächlich Insektenarten, welche in den Ameisennestern als Raubtiere von den Ameisen selbst, ihren Eiern, Larven oder Puppen leben. Sie werden von den Ameisen als Feinde behandelt, aber meist vermögen die Ameisen ihrer nicht Herr zu werden. Die betreffenden Formen halten sich im Ameisenstock sehr verborgen, auch sehen sie oft den Ameisen sehr ähnlich, so daß sie die Aufmerksamkeit ihrer Wirte nicht erregen. Die bekanntesten Synechthren sind Käfer aus der Familie der Staphyliniden, vor allem aus der Gattung Myrmedonia.

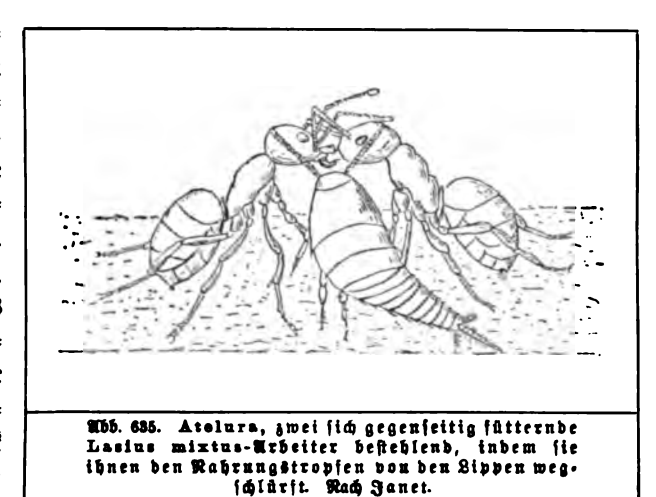


Abb. 635. Atelura, zwei sich gegenseitig fütternde Lasius mixtus-Arbeiter bestehlend, indem sie ihnen den Nahrungstropfen von den Lippen wegschlürft. Nach Janet.

Die zweite Gruppe bezeichnet Wasmann als **Synöken**. Es sind das indifferent geduldete Einmieter. Im Gegensatz zu den Synechthren werden sie von den Ameisen nicht angegriffen, vor allem weil die Ameisen sie vielfach gar nicht sehen oder erkennen. Sie sind nämlich meist sehr klein oder sehen wie Holzstückchen, Samenkörner, Erdklümpchen u. dgl. aus. Manche Synöken haben einen so festen glatten Körperpanzer, daß die Ameisen sich gar nicht an ihnen vergreifen können. Wenn sie also auch öfter sie anzugreifen versuchen, so pflegen sie doch bald zu lernen, daß es sich um unerwischbare Tiere handelt, und so lassen sie sie meistens unbehelligt.

Von den Synöken suchen viele von den Nahrungsabfällen oder den Nahrungsvorräten ihrer Wirte sich zu ernähren. Andere, wie die Dinarda-Arten, zerreißen und fressen die Leichen ihrer Wirte. Bei manchen Formen kann man beobachten, daß sie in einer ganz eigentümlichen Weise ihre Wirte bestehlen. So stellen sich Individuen aus den Gattungen Atelura, Myrmecophila, auch manche Dinarden, zwischen zwei Ameisen, welche sich gerade gegenseitig füttern, und schlürfen ihnen den auf die Lippen tretenden Tropfen von Nahrungssaft weg (Abb. 635). Selten fressen Synöken die Brut ihrer Wirte, wie das z. B. Escherich bei der Larve von Clytra beobachtet hat, immerhin pflegt der Schaden, den die Synöken ihren Wirten zufügen, sehr gering zu sein. Man hat sogar davon gesprochen, daß sie ihren Wirten einen gewissen Nutzen bereiten, indem sie zur Reinigung des Stockes beitragen, ja vielfach auch ihre Wirte ablecken und Parasiten von ihrer Körperoberfläche wegfressen.

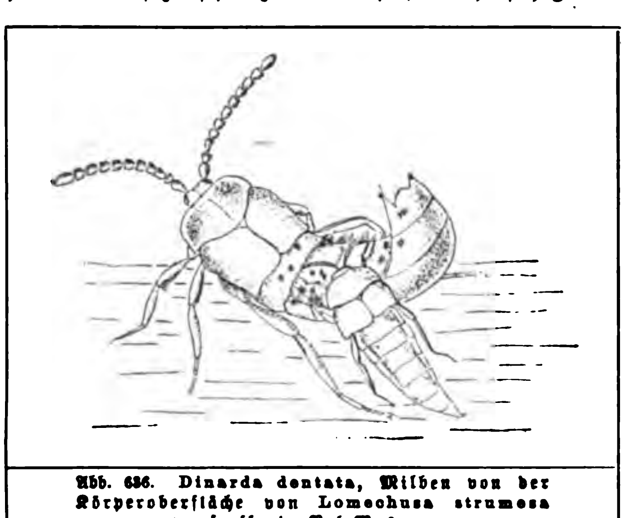


Abb. 636. Dinarda dentata, Milben von der Körperoberfläche von Lomechusa strumosa wegfressend. Nach Wasmann.

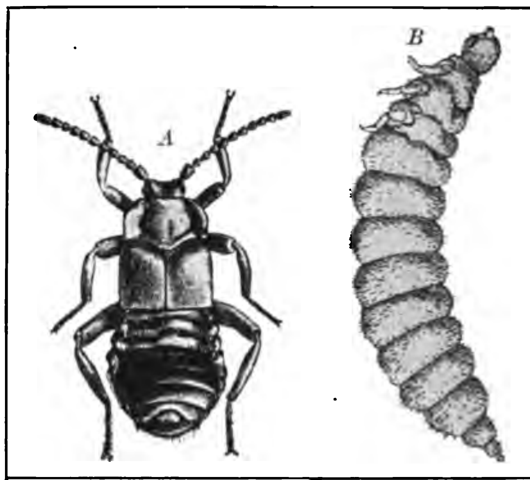


Abb. 637. Lomechusa strumosa. *A* Käfer im Imagozustand, *B* erwachsene Larve. Vergr. ca. 15mal. Nach Wheeler.

Viel bedeutungsvoller sind die Beziehungen der Ameisen zur dritten Gruppe der Myrmekophilen, den sogenannten echten Gästen oder Symphilen. Das sind jene Tiere, welche man auch als die Haustiere der Ameisen bezeichnet hat, und diese Ausdrucksweise ist gar nicht unberechtigt, denn die Ameisen stehen zu ihnen in einem durchaus freundschaftlichen Verhältnis. Sie werden vielfach im Nest herumgetragen, man kann ihre Wirte oft dabei beobachten, wie sie ihre Symphilen sehr intensiv ablecken, ja manche Formen werden sogar von den Ameisen gefüttert. Die äußerste Vervollkommnung der Beziehungen zwischen Ameisen und ihren Gästen tritt uns bei der Gattung Lomechusa (Abb. 637) entgegen. Bei dieser symphilen Käfergattung werden sogar die Larven der Gäste von den Wirtsameisen gefüttert und aufgezogen. Alle diese Symphilen sind durch besondere Drüsenprodukte ihren Wirtsameisen außerordentlich angenehm. An verschiedenen Stellen des Körpers befinden sich bei ihnen Drüsen, deren Umgebung durch einen Besatz mit goldgelben steifen Härchen, den sogenannten Trichomen, ausgezeichnet ist. Durch Berührung dieser Trichome wird die Sekretion der Exsudatorgane angeregt, und das Exsudat wird von den Ameisen begierig aufgeleckt. Bei manchen Symphilen, wie z. B. bei der Gattung Claviger, sind die Fühler so umgebildet, daß sie ganz ähnlich wie diejenigen der Ameisen selbst zum Trillern verwendet werden können, und sie werden auch zu diesem Zweck gebraucht, wenn der Käfer von seinen Wirten in deren eigener Weise Nahrung verlangt; denn die Symphilen werden von den Ameisen ernährt, indem diese einen Tropfen Nahrungsflüssigkeit auf ihre Lippen austreten lassen, der von ersteren aufgeleckt wird. So finden wir denn bei den Symphilen oft eine auffallende Rückbildung der Mundteile; jene pflegen zu selbständiger Ernährung oft gar nicht mehr fähig zu sein. Bei den Arten der Familie der Paussiden sind die Fühler, die sonst meist zart gebildeten Träger der Geruchsorgane,

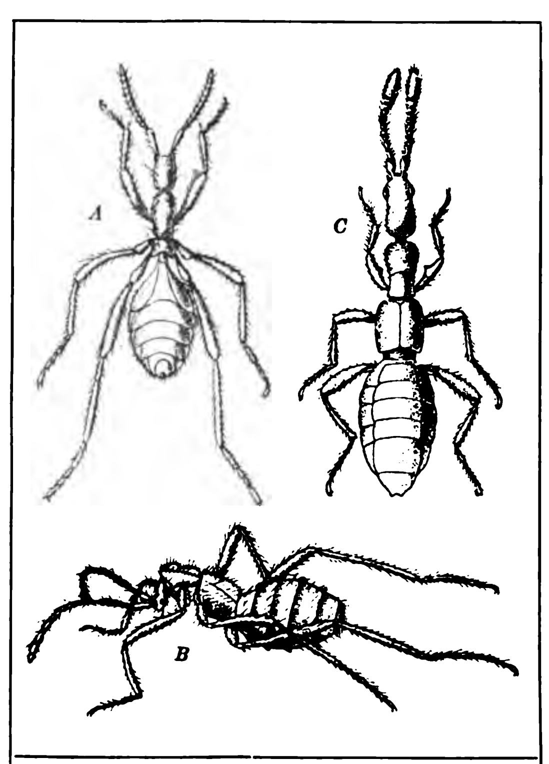


Abb. 638. Drei die Dorylinen, bei denen sie vorkommen, nachahmende Staphiliniden. *A* Mimeciton pulex, *B* Ecitomorpha simulans, *C* Dorylostethus wasmanni (vgl. hiermit Abb. 618 S. 735). Vergr. ca. 10mal. Nach Wasmann.

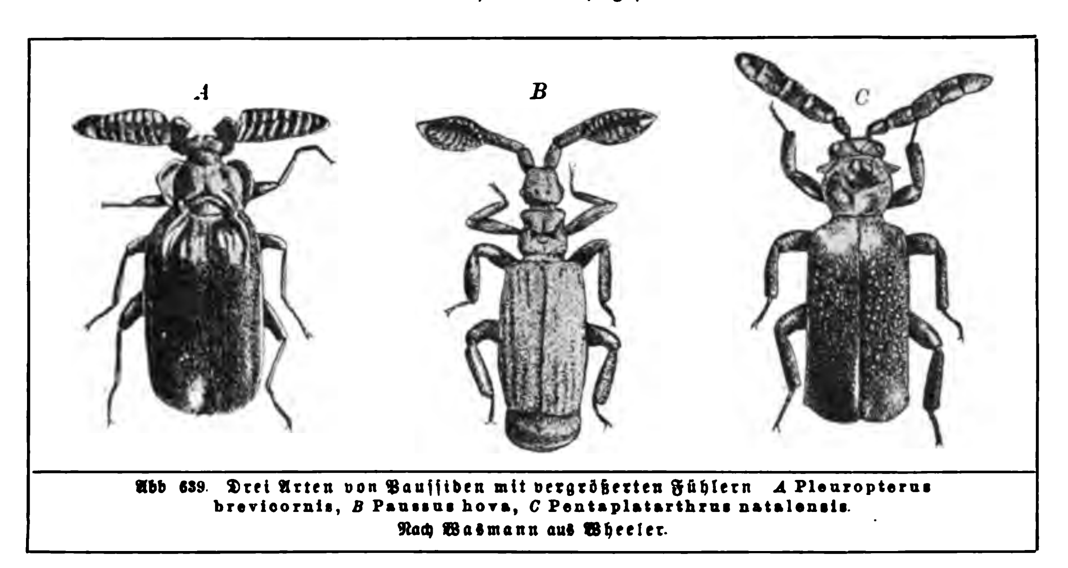


Abb 639. Drei Arten von Paussiden mit vergrößerten Fühlern A Pleuropterus brevicornis, B Paussus hova, C Pentaplatarthrus natalensis. Nach Wasmann aus Wheeler.

zu sehr kräftigen Bildungen geworden, an denen die Ameisen ihre Gäste bequem zu transportieren vermögen (Abb. 639 A—C).

Theoretisch von der größten Bedeutung ist die Tatsache, daß viele Symphile in einem Mimikryverhältnis zu ihren Gästen stehen. Sie sind durch ganz verschiedene Veränderungen in ihrem Körperbau ihren Wirten ähnlich gemacht, so daß sie gleichsam auch in ihrer äußeren Erscheinung zu Familienmitgliedern geworden sind. Das merkwürdigste ist nun dabei, daß bei den Gästen blinder Ameisen die Nachahmung auf einem ganz andern Wege vollzogen ist als bei den Gästen sehender Ameisen. So sind die Gäste von Eciton-Arten in ihrem äußeren Körperumriß ihren Wirten insofern ähnlich geworden, daß sie bei der Untersuchung mit dem Tastsinn einen ähnlichen Eindruck wie jene hervorrufen. Ein besonders einleuchtendes Beispiel hierfür ist der von Wasmann beschriebene Käfer Mimeciton pulex W., welcher vollkommen wie eine Ameise aussieht (Abb. 638). Bei gut sehenden Ameisen sind die Gäste oft in ihrer Färbung ihren Wirten sehr ähnlich, oder es wird die Ähnlichkeit mit den Wirten durch Lichtreflexe an der Oberfläche ihres Körpers erzielt. Die Symphilen sind in vielen Fällen außer im engsten Zusammenhang mit ihren Wirtsameisen gar nicht lebensfähig. Sie haben eine ganze Reihe von Anpassungen, die sie nur durch langes Zusammenleben mit den Ameisen erworben haben können, sie sind bei den Ameisen zu dem geworden, was sie heute sind. Es ist nicht nur das Benehmen der Ameise gegen sie freundlich, sondern sie selbst benehmen sich auch in der zutraulichsten Weise gegen die Ameisen. Sie betasten sie in ähnlicher Weise mit den Fühlern, wie das die Ameisen untereinander tun. Sie fordern sie in entsprechender Weise zur Fütterung auf, indem sie sogar mit erhobenen Vorderfüßen die Seiten des Kopfes der fütternden Ameise streicheln. Manche kleine Formen klettern direkt auf dem Körper ihrer Wirte herum und lassen sich von ihnen transportieren.



Abb. 640. Atemeles durch Streicheln von einer Myrmica-Arbeiterin Fütterung verlangend. Vergr. ca. 10mal. Nach Wasmann.

Was uns aber am meisten an Verhältnisse in menschlichen Staaten erinnern muß, ist die Tatsache, daß die Symphilie geradezu eine soziale Krankheit des Ameisenstaates darstellt. Viele Symphilen, so Paussus und Lomechusa, fressen Ameisenbrut, andere saugen sogar ihren Wirten das Blut aus, manche legen ihre Eier in die Larven der Ameisen, und Formen wie Atemeles und Lomechusa lassen sich und ihre Larven von den Ameisen füttern und entziehen dadurch dem Ameisenstaat selber wichtige Arbeit. Ganz mit Recht hat Forel darauf aufmerksam gemacht, daß die Symphilie etwas sehr Ähnliches ist wie der Alkoholismus bei den Menschen. Jene Exsudate sind keine Nahrungsmittel, sie sind ein Genußmittel. Um dieses Genußmittels willen vernachlässigen die Ameisen ihre eigene Brut. Sie pflegen Tiere, welche noch dazu ihre Brut ausrotten, und so kann ein Staat durch die Leidenschaft seiner Mitglieder für ein Genußmittel dem Untergang zugetrieben werden.

6. Die Termitenstaaten.

In vieler Beziehung sind die Einrichtungen der Termitenstaaten noch merkwürdiger und schwerer verständlich als diejenigen der bisher schon besprochenen Tierstaaten. Im allgemeinen Eindruck und in ihren Werken gleichen die Termitenstaaten außerordentlich den Ameisenstaaten, und doch beruhen sie auf einer ganz anderen Organisation. Auch das Aussehen der Termiten erinnert bei oberflächlicher Betrachtung an dasjenige der Ameisen. Die Ansiedler in allen Gegenden der Tropen, in denen Termiten vorkommen, bezeichnen sie denn auch als weiße Ameisen. Die auffallendsten Formen unter den Termiten sind nämlich weiß, d. h. pigmentlos oder doch sehr pigmentarm. Es sind das vor allem jene Formen, welche die oft ganz kolassalen Bauten errichten, welche die Termiten zu Mitgliedern der Fauna tropischer Länder machen, die kein Besucher jener Gegenden übersehen kann. Die Termitenhügel sind oft meterhoch, ja man hat solche von 10—20 m Höhe gemessen. Diese Bauten werden von Völkern aufgeführt, welche aus ungeheuren Mengen von Individuen zusammengesetzt sind. Einen Termitenbau können viele Millionen von Insassen bevölkern. Wo diese mit den Menschen in Berührung treten, fügen sie ihm oft einen sehr erheblichen Schaden zu. Die weißen Ameisen gehören zu den verhaßtesten Tieren der Tropen. Wir werden bei Betrachtung ihrer Ernährungsweise den Grund einsehen lernen.

Nicht alle Termiten verdienen übrigens die Bezeichnung als weiße Ameisen. Es gibt auch Formen, welche dunkelbraun bis schwarz pigmentiert sind und dadurch oft noch viel auffallender an Ameisen erinnern. Diese letzteren Formen sind auch vielfach mit gut funktionierenden wohlausgebildeten Augen versehen, während die Mehrzahl der weißen Termiten augenlos und blind ist. Im Gegensatz zu den ersteren sind letztere auch von einer ausgesprochenen Lichtscheu. Sie vermeiden es bei Tag das Nest zu verlassen, und viele von ihnen arbeiten und wandern nur in gedeckten Gängen, welche sie selbst durch Zusammenkleben von Erdpartikelchen, Holzstückchen, Kotballen u. dgl. herstellen (Abb. 641).

Untersuchen wir einen Termitenbau, so finden wir in demselben wie in einem Ameisenbau eine wimmelnde Masse von Insassen. Auch hier unterscheiden wir zunächst eine Arbeiterkaste. Die Arbeiter sind oftmals in verschiedene Größenkategorien eingeteilt, und eine ähnliche Arbeitsteilung wie bei den Ameisenarbeitern tritt uns auch hier entgegen. Auf den Arbeitern lastet die Mehrzahl der im Nest und im äußeren Leben des Termitenvolkes zu vollführenden Arbeiten. In einer merkwürdigen Übereinstimmung mit den Einrichtungen des Ameisenstaates finden wir auch hier Soldaten. Es sind dies Individuen, welche sich durch vielfach sehr beträchtliche Entwicklung des Kopfes von den Arbeitern unterscheiden

(Abb. 642 d). Die Größe des Kopfes hängt mit der sehr kräftigen Ausbildung der Mandibel zusammen, welche oft ganz phantastisch verkrümmt sein können (Abb. 642 e). Entweder als Ersatz für die Soldaten oder bei manchen Termitenarten auch neben ihnen finden sich Individuen eines dritten Typus, die sogenannten Nasuti. Ihr Kopf ist merkwürdig retortenförmig nach vorn vorgezogen und ist durch die Entwicklung mächtiger an seiner Spitze mündender Drüsen ausgezeichnet (Abb. 642 g). Die Nasuti können entweder wohlentwickelte Mandibel besitzen, oder die letzteren sind bei



Abb. 641. Straße mit den von Termiten während der Nacht angelegten gedeckten Gängen, am frühen Morgen photographiert. Nach Doflein, Ostasienfahrt.

ihnen verkümmert. Auch Soldaten und Nasuti können in verschiedenen Größenkategorien bei einem Termitenvolk vorkommen. Die beiden letztbesprochenen Kasten haben ihre Funktion in der Verteidigung des Nestes. Die Soldaten mit ihren dicken Köpfen und ihren starken Mandibeln vermögen ausgezeichnet in den engen Gängen des Termitenbaues von vorn kommende Angriffe abzuwehren. Da zu den Hauptfeinden der Termiten die Ameisen gehören, so kann man sich leicht vorstellen, in welcher Weise die Verteidigung der Termitenstadt gegen ein Ameisenheer erfolgt. Arbeitsteilung unter den Soldaten kann man insbesondere bei Arten mit verschiedenen Größentypen der Soldaten wahrnehmen. Während dann nur die großen Soldaten Verteidiger des Staates sind, haben die kleineren Formen in einer ganz merkwürdigen Weise im Innern des Staates Polizeidienste zu tun. Sie befinden sich gleichsam als Aufsichtspersonen bei jeder Gruppe von Arbeitern, und sie sollen durch Betrillern mit den Fühlern jene an ihre Arbeit weisen und zur Tätigkeit ermuntern. Die Verteidigungswaffe der Nasuti ist das Sekret ihrer Stirndrüse. Meist in größeren Massen

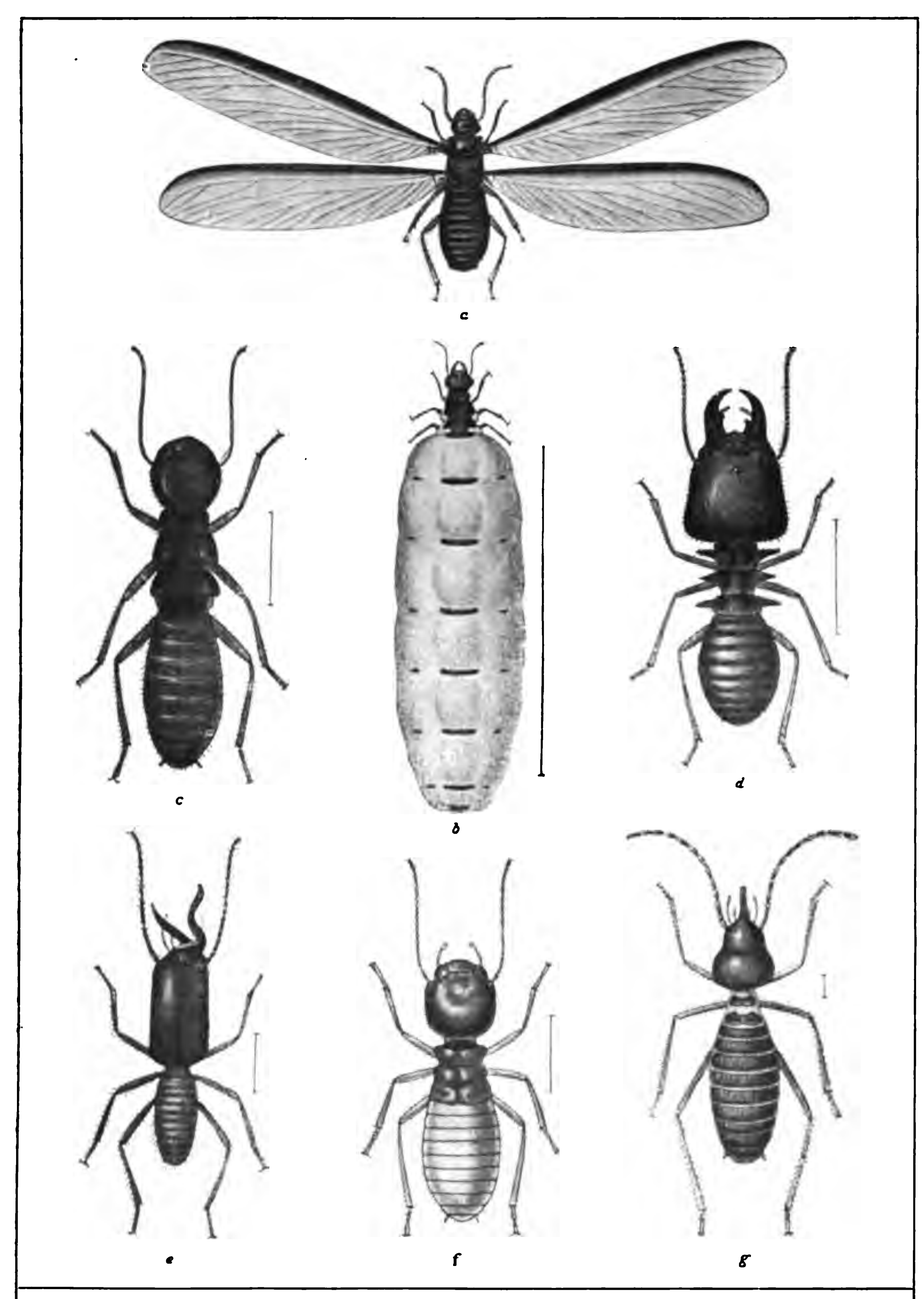


Abb. 642. Die verschiedenen Kasten der Termiten.

a Junges Weibchen von Termes spinosus Latr., *b* Weibchen (Königin) von Termes gilvus Hag., *c* entflügeltes Männchen (König) von Hodotermes ochraceus Burm., *d* Soldat von Termes spinosus Latr., *e* Soldat von Termes speciosus Hav., *f* Arbeiter von Hodotermes ochraceus Burm., *g* Soldat (Nasutus) von Eutermes tenuirostris Desn. Nach Desneux aus Escherich.

stürzen sie sich auf einen herannahenden Feind, überschwemmen ihn mit jenem Sekret, dessen zähe klebrige Beschaffenheit seine Bewegungen lähmt. Soldaten und Nasuti spielen auch eine wesentliche Rolle als Wächter, gleichsam als Schildwachen. Viele von ihnen vermögen durch eigentümliche Geräusche die Insassen des Nestes bei drohender Gefahr zu alarmieren.

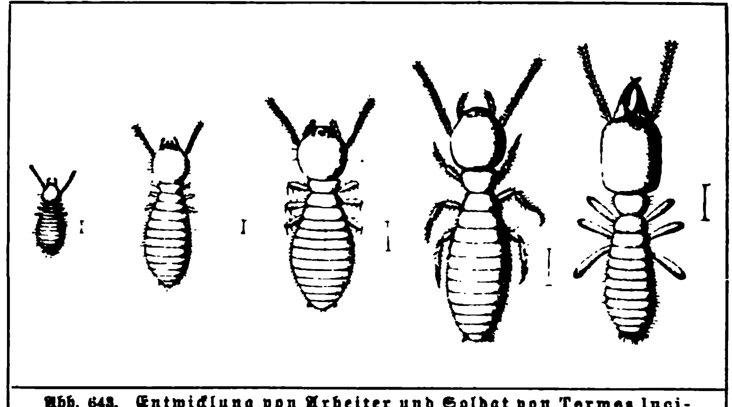


Abb. 643. Entwicklung von Arbeiter und Soldat von *Termes lucifugus*. *a* Indifferente Larve (Fühler 11gliedrig), *b* Larve im zweiten Stadium (Fühler 12gliedrig), *c* Larve im dritten Stadium (Fühler 14gliedrig), *d* Arbeiter fertig, *e* Soldat fertig. Nach Grassi aus Escherich.

Vergebens sehen wir uns in einem Termitennest nach Puppen um, welche uns an die „Ameiseneier" erinnerten. Wir haben es ja in den Termiten mit Insekten zu tun, welche eine unvollkommene Verwandlung haben. Sie gehören zu den niedersten Insekten, zu ihren nächsten Verwandten sind z. B. die Küchenschaben zu rechnen. Da die Arbeiter ebenso wie bei den Ameisen ungeflügelt sind, so vollzieht sich die Umwandlung der jungen Larven einfach durch Wachstum im Verlauf von einigen Häutungen. Während derselben pflegt auch die Zahl der Fühlerglieder zuzunehmen. Genau in der entsprechenden Weise vollzieht sich die Entwicklung der Soldaten und Nasuti (Abb. 643). Der erstaunlichste Unterschied gegenüber der Organisation der Bienen- und Ameisenstaaten besteht aber darin, daß Arbeiter, Soldaten und Nasuti sowohl männlichen als auch weiblichen Geschlechtes sein können. Der ganze Termitenstaat ist überhaupt auf dem ständigen Vorhandensein männlicher und weiblicher Individuen basiert. Arbeiter, Soldaten und Nasuti sind entsprechend den Verhältnissen bei den andern Insektenstaaten rudimentäre Männchen und Weibchen, ihre Geschlechtsorgane sind funktionsunfähig.

Außer den erwähnten Kasten finden sich nun im Termitenstaat funktionsfähige Geschlechtstiere und deren Entwicklungsstadien. Dieselben gleichen im Anfang der Entwicklung durchaus den Larven der Arbeiter, unterscheiden sich aber später von jenen durch die hervorwachsenden Flügelanlagen. Auch sind sie meist beträchtlich größer als alle anderen im Staate enthaltenen Individuen. Ferner haben sie selbst bei den blinden Formen wohl entwickelte Augen und weisen in den späteren Stadien reichliches Pigment an ihrer Körperoberfläche auf. Meist tief im Innern des Nestes finden wir in einer besonderen Zelle eingemauert die erwachsenen und funktionierenden Geschlechtstiere, sozusagen das regierende Paar. Im normalen Falle finden sich in einem Termitenstaat in der Königszelle ein König und eine Königin beieinander. Beide sind viel größer als die übrigen Nestinsassen, aber die Königin übertrifft an Größe ihren Gemahl um das Vielfache. Beide sind flügellos, zeigen aber oft noch durch kurze Stummel den ehemaligen Besitz von Flügeln an. Der König ist meist an seinem ganzen Körper dunkelbraun pigmentiert und ist in der Regel von der Seite her dem Körper der Königin angeschmiegt. Diese ist eine wahre Riesin gegen ihn; die enorme Entwicklung betrifft aber nur ihren Hinterleib. Derselbe ist durch die kolossal entwickelten Geschlechtsorgane zu einer Wurst ausgedehnt, welche 6—10 cm Länge erreichen kann. Die Menge der Eiröhren spannt die Häute des Abdomens prall auseinan-

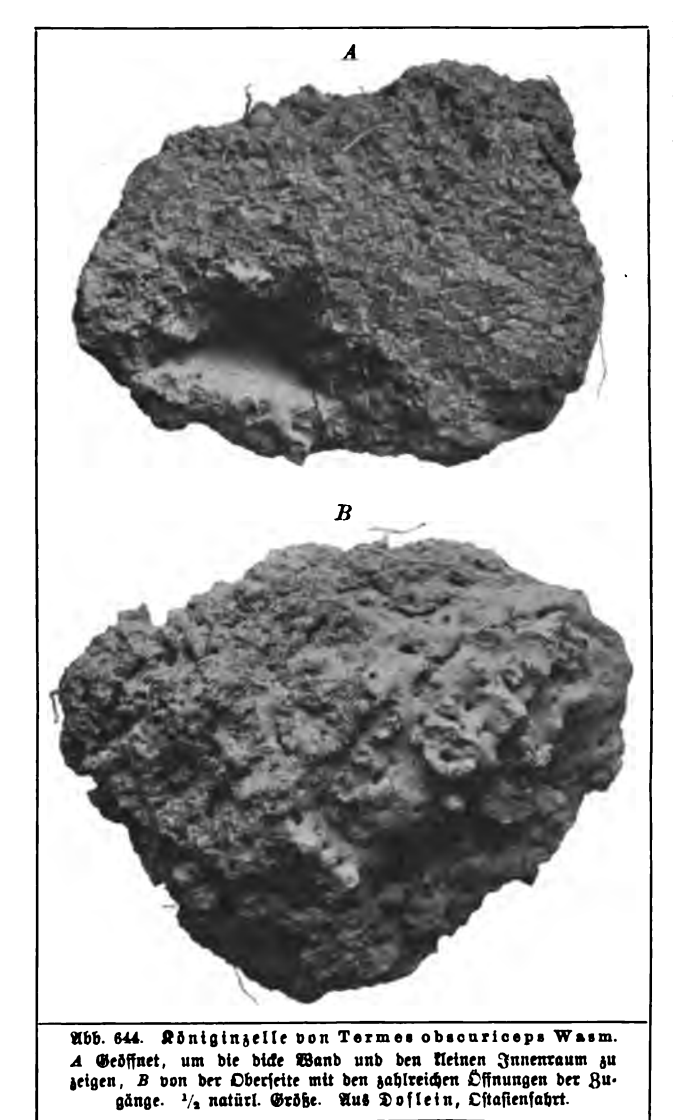


Abb. 644. **Königinzelle von Termes obscuriceps Wasm.** *A* Geöffnet, um die dicke Wand und den kleinen Innenraum zu zeigen, *B* von der Oberseite mit den zahlreichen Öffnungen der Zugänge. $^1/_2$ natürl. Größe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

der, und man kann deutlich erkennen, daß die Hauptfläche des Körpers von den stark auseinander gezogenen Intersegmentalhäuten überzogen wird, während die eigentlichen Chitinpanzerstücke des Hinterleibes, weit voneinander getrennt, als schmale braune Streifen auf der Oberfläche des Riesenleibes sichtbar sind (Abb. 642b).

König und Königin sind in Wahrheit in ihrer Zelle eingemauert. Dieselbe besitzt meist einen flachen Boden und ein gewölbtes Dach (Abb. 644). Ihre dicke Wand ist von feinen Gängen durchsetzt, den Eingangstüren, welche zwar Soldaten und Arbeiter durchlassen, aber für die Geschlechtstiere selbst viel zu eng sind. Wie in den andern Insektenstaaten pflegen die Geschlechtstiere bei den Termiten von einem großen Hofstaat von Tieren der anderen Kasten umgeben zu sein. Eine große Schar von Arbeitern drängt sich um die Geschlechtstiere herum, während eine Anzahl von Soldaten gleichsam als Beschützer und Aufsichtspersonen in einem weiteren Kreis herumstehen. Die Arbeiter leisten in der Königszelle die verschiedenartigsten Dienste. Die einen laufen beständig um das Paar herum, andere sind emsig dabei beschäftigt, von allen Seiten her die Oberfläche ihres Leibes zu putzen. An Beinen und Fühlern, Brust und Kopf lecken sie beständig herum, während eine weitere Anzahl von ihnen den Mundteilen der Königin Nahrung zuführt. Am Hinterende des Tieres sind Arbeiterinnen versammelt, welche dort verschiedene Zwecke verfolgen. Die einen warten ab, daß von Zeit zu Zeit aus dem After ein Tropfen der klarflüssigen Exkremente hervortritt, der sofort gierig aufgeleckt wird. Die andern halten sich in der Nähe der Geschlechtsöffnung auf. Alle zwei Sekunden tritt nach den Beobachtungen von Escherich bei der Königin von Termes bellicosus ein Ei hervor, welches sofort von einem Arbeiter mit den Mandibeln ergriffen wird, der sich eiligst aus dem Haufen der die Königin umgebenden Arbeiter herausdrängt. Nachdem er durch Ablecken das Ei gereinigt hat, stürzt er sich schleunigst durch einen der engen Ausgänge in ein benachbartes Gewölbe des Nestes, welches als Kinderstube dient.

Noch wenig ist darüber bekannt, wie die Gründung eines neuen Termitenstaates ver-

läuft und wie König und Königin in ihr gemeinsames Gefängnis gelangen. Die vorhin beschriebenen flügeltragenden Jugendstadien der Geschlechtstiere, die sogenannten Nymphen pflegen im Termitenstaat in größerer Zahl zur gleichen Zeit erwachsen zu sein. Sie sind dann braun pigmentierte, mit wohl entwickelten Augen und zwei Paaren großer häutiger Flügel versehene Tiere (Abb. 642a). Es gibt also bei den Termiten geflügelte Männchen und Weibchen. Diese pflegen zu gewissen Zeiten im Jahre in ungeheuren Scharen die Termitenbauten zu verlassen und sich in die Luft zu erheben. In manchen afrikanischen Gegenden soll es, wenn die geflügelten Termiten ausschwärmen, geradezu aussehen, als ob die Termitenhaufen rauchten. Die fliegenden Termiten führen, soweit wir bisher wissen, keinen eigentlichen Hochzeitsflug aus, wie wir ihn bei den Ameisen und Bienen kennen gelernt haben. Die Befruchtung der Weibchen erfolgt, wie wir gleich sehen werden, zu anderer Zeit. Das Umherfliegen der Geschlechtstiere dient bei den Termiten offenbar hauptsächlich der Verbreitung der Arten. In einiger Entfernung von ihrem Heimatnest fallen die geflügelten Tiere zu Boden und werfen ihre Flügel ab, welche nahe der Wurzel in einer Quernaht, welche vorgebildet ist, abbrechen. Es handelt sich also um einen Vorgang der Autotomie, wie wir deren in einem früheren Kapitel schon manche kennen gelernt haben. Die zu Boden gefallenen entflügelten Termiten gruppieren sich zu Paaren und führen am Boden eine Wanderung aus, welche man als den Liebesspaziergang der Termiten bezeichnet. Es ist dies wohl eine nicht sehr genaue Bezeichnung, da diese gemeinsame Wanderung offenbar mit der Befruchtung nichts zu tun hat, Paarungsspaziergang wäre richtiger.


Abb. 645. Männchen und Weibchen von Hodotermes turkestanicus bei der Grabarbeit. Nach Jacobson aus Escherich.

Ja, bei allen Formen, bei denen man die geflügelten oder kürzlich flügellos gewordenen Individuen untersucht hat, erwiesen sie sich als bei weitem noch nicht geschlechtsreif. Das gemeinsam wandernde Paar ist tatsächlich dazu bestimmt, einer neuen Kolonie den Ursprung zu geben. Sie leben aber noch eine Zeitlang jungfräulich, sozusagen im Brautstand nebeneinander. Es ist dies wohl sicherlich eine im Tierreich sehr seltene Erscheinung, nur wenige Analoga dazu haben wir früher S. 430 kennen gelernt. Über den Beginn der Koloniegründung wissen wir noch sehr wenig, doch gibt z. B. Jacobson für Hodotermes turkestanicus an, daß Männchen und Weibchen Rücken gegen Rücken gekehrt sich gemeinsam in die Erde eingraben (Abb. 645). Für andere Formen wird beschrieben, daß bald das Männchen, bald das Weibchen mit der Grabarbeit beginnt, deren Resultat zunächst die Errichtung einer Hochzeitskammer ist. In dieser wachsen beide Geschlechter stark heran, während ihre Geschlechtsorgane zur Entfaltung gelangen. Ein merkwürdiger Instinkt veranlaßt sie dann, ihre Fühler zu verstümmeln; erst nach einiger Zeit findet die erste Kopulation statt, welche offenbar — wir müssen das aus der ständigen Anwesenheit des Männchens und der ungeheuren Produktion von Eiern durch das Weibchen schließen — später sich öfter wiederholt. Schon in der Hochzeitskammer beginnen Weibchen sowohl wie Männchen die Eier zu hegen und zu pflegen und später die Larven zu füttern.

Es sei in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen, daß bei einer Reihe von Termitenarten regelmäßig mehrere Königinnen bei einem König, selten mehrere Könige bei einem Weibchen gefunden worden sind. Besonders wichtig ist die Tatsache, daß die Termiten die Fähigkeit haben, verloren gegangene Geschlechtstiere zu ersetzen. Der Ausgangspunkt sind Nymphen mit kurzen Flügelanlagen, aus denen die Termiten in solchen Not-



Abb. 646. Hügel von Termes obscuriceps Wasm. Natürl. Höhe ca. 2 m. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

fällen meist gleich eine große Menge, manchmal bis zu hundert und mehr, Ersatzgeschlechtstiere heranziehen; ja die Termiten können sogar Geschlechtstiere aus gewöhnlichen Arbeiterlarven sowie aus Soldatenlarven züchten.

Die Nester der Termiten, das Produkt einer ganz ungeheuren Arbeitsleistung und sehr großer Kunstfertigkeit, können ebenso verschiedenartig aussehen und aus verschiedenartigem Material hergestellt sein, wie die Nester der Ameisen. Bald befinden sie sich auf Bäumen, bald auf der Erde, bald unter der Erde. Die charakteristischsten Termitenbauten, die Hügel, sind meist nur Fortsetzungen von ausgedehnten unterirdischen Bauten. Das Baumaterial der Nester ist bei den Baumnestern bald feingekaute Holzmasse, bald eine Mischung von solcher und Erde, bald auch ein eigenartiges Erdgemisch. Die auf dem Boden gebauten Nester sind stets aus Erde bzw. Lehm, Sand u. dgl. gebaut. Ähnlich wie die Ameisennester enthalten auch die Termitenbauten meist ein Gewirre von Gängen und Kammern. Vielfach läßt sich aber ein gewisser Bauplan im Nest erkennen, den Holmgren als denjenigen eines sogenannten konzentrierten Nestes bezeichnet. Ein solches Nest enthält als innersten Kern die Königszelle. Um sie gliedert sich eine Schicht von flachen Zellen für die Eier und jüngste Brut. Auf sie folgt eine weitere Lage von größeren Kammern, welche der Aufzucht der älteren Larven und Nymphen dient, und in welcher sich die Pilzkuchen zu befinden pflegen, über deren Entstehung und Bedeutung wir im ersten Kapitel dieses Bandes auf Seite 72 ausführliche Angaben gemacht haben. Die vierte Schicht des Nestes enthält kleinere Kammern, die wohl Zugänge und Ventilationsräume darstellen, an sie grenzt nach außen die dicke Rindenschicht, welche das ganze Nest umhüllt. Die großen Hügelnester sind vielfach von kaminartigen Kanälen durchzogen, welche offenbar der Ventilation der Innenräume der Nester dienen. Ich konnte selbst bei der Ceylonischen Termite Termes obscuriceps feststellen,

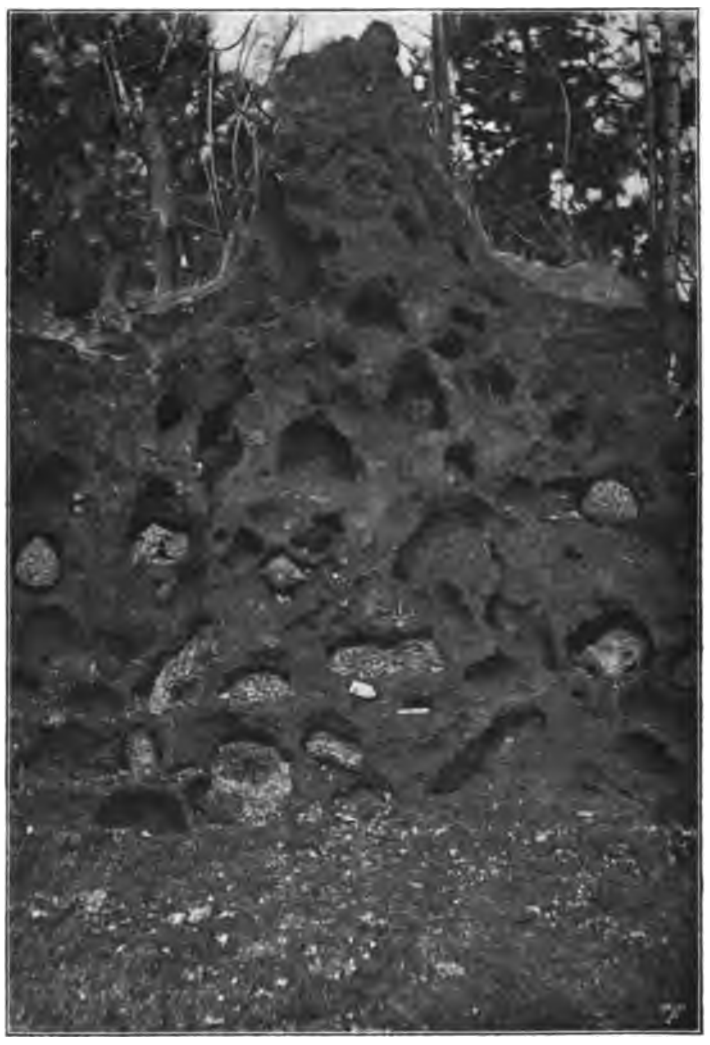


Abb. 647. Derselbe Hügel, bis zur Mitte geöffnet; bei dem Fähnchen die Königinzelle mit der Königin. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

daß die Pilzgärten Gase produzieren, deren Wirkung in kurzer Zeit die Termiten betäuben, wenn sie nicht abgeleitet werden. Es ist unzweifelhaft, daß in den Kaminen der Termitennester ein ausgiebiger Zug entsteht, welcher nicht selten von Reisenden und so noch neuerdings von unseren Truppen in Südwestafrika ausgenützt worden ist, indem die letzteren Termitenhügel direkt als Backöfen verwendeten, deren Kamine ein flottbrennendes Feuer zu unterhalten gestatteten.

Die Nahrung der Termiten ist eine sehr vielfältige, sie sind omnivor, wenn sie auch vor allem pflanzliche Stoffe verzehren. Wie bei den Ameisen wird ein großer Teil der aufgenommenen Nahrung zur Fütterung anderer Termiten, vor allem der Larvenstadien verwendet. Letztere erhalten sehr oft schon verarbeitete Nahrung, welche von den Arbeitern erbrochen oder aus dem After entleert wird. Eine nicht geringe Rolle scheint auch die Fütterung der Larven mit Speichelsekreten oder mit Produkten von Darmdrüsen zu spielen.

Ähnlich wie manche Ameisen sind auch viele Termiten Liebhaber von Getreidekörnern und anderen Pflanzensamen. Bei manchen Arten hat man solche in größeren Vorräten angesammelt in den Bauten gefunden, an deren Stelle fanden sich bei anderen Arten kleingeschnittene Blatt- und Grasstücke. Es ist fraglich, ob die letzteren nur Vorräte darstellten, oder ob sie zur Anlage von Pilzkulturen dienen sollen, ähnlich wie bei den Blattschneiderameisen; denn die betreffenden Termiten sammeln und schneiden die Blätter ganz ähnlich, wie wir das für jene Ameisen kennen gelernt haben. Auch haben wir ja ausführlich beschrieben, daß auch die Termiten Pilze züchten; das Material für ihre Pilzbeete ist aber meist gekautes Holz, welches also der Mehrzahl der Formen nicht direkt als Nahrung dient.

Die Termiten sind nach den Erfahrungen verschiedener Forscher nicht ganz so kampf-



Abb. 648. Mirotermes fungifaber. Zwei Etappen des Nestbanes. *A* Frühes Stadium, *B* späteres Stadium mit mehreren Decklagen. Verkl. 1/5. Orig.-Photographie nach Objekten der Münchner Zoolog. Staatssammlung. Aus dem Kongostaat.

lustig und untereinander feindselig wie die Ameisen. Immerhin kämpfen auch hier die verschiedenen Arten miteinander, wo sie sich treffen. Zusammengesetzte Nester können allerdings auch bei den Termiten vorkommen, ja es gibt ähnlich, wie wir Diebsameisen kennen gelernt haben, auch Diebstermiten. Die schlimmsten Kämpfe haben die Termiten mit Ameisen auszufechten, welche ihre grimmigsten Feinde sind, indem sie teils die Termiten selbst, teils deren Vorräte als Beute suchen.

Vielleicht die allermerkwürdigste Übereinstimmung mit den Ameisen zeigen die Termiten in ihren Beziehungen zu anderen Tierarten. Auch bei ihnen finden wir Synechthren, Synöken und Symphilen, wie wir sie bei den Ameisen beschrieben haben. Die zu den beiden ersteren Gruppen gerechneten feindlich verfolgten und indifferent geduldeten Gäste sind biologisch noch sehr wenig studiert. Ähnlich wie die früher besprochenen Ameisengäste zeigen auch sie meist Panzerung, die sie vor Verfolgungen sichert, auch sonst sind sie in ähnlicher Weise wie die Ameisengäste geschützt, ja, es gibt sogar Formen, wie die Gattung Doryloxenus, welche sowohl bei Ameisen als auch bei Termiten als Gäste vorkommen. Die größte Übereinstimmung mit den Ameisengästen finden wir bei den Symphilen, welche genau wie jene der Ameisen gepflegt werden, da sie in mit Büscheln von Trichomen versehenen Drüsen Exsudate produzieren, welche von den Termiten als Genußmittel mit der gleichen Begierde aufgesucht werden, wie wir das bei den Ameisen schon kennen gelernt haben. Die Symphilen werden auch bei den Termiten mit großer Liebe gepflegt und gefüttert, ja die überraschendste Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den Ameisen finden wir bei der symphilen Fliegengattung Termitoxenia, welche, soviel wir bisher wissen, ihren Wirten sehr schädlich ist, da sie mit ihrem Stechrüssel vermutlich deren Brut ansticht und von deren Körpersäften lebt.

Dieses Kapitel hat uns in den Lebensverhältnissen der staatenbildenden Insekten gezeigt, wie ganz außerordentlich kompliziert die Beziehungen der einzelnen Individuen einer Tierart zueinander und zu anderen Tierarten werden können. Diese Komplikationen übertreffen noch weit jene, die wir beim feindseligen oder einander ausnützenden Verhalten der verschiedenen Tierarten früher bei Besprechung der Ernährungsverhältnisse, des Parasitismus, der Symbiose usw. besprochen hatten. Sie erfordern ein so hohes Maß selbständiger Handlungen der Tiere, daß wir bei ihrem Studium Leistungen kennen lernen, welche wir zu den höchsten, die von Tieren vollbracht werden, rechnen müssen. Es rechtfertigt dies, daß wir gerade in diesem Buche der Behandlung dieser Tatsachen einen so breiten Raum gewährten.

Überblicken wir die Staatenbildungen der Insekten, so fällt uns auf, daß sie alle auf einer gemeinsamen Grundlage beruhen. In allen Insektenstaaten finden wir als Hauptvertreter der sozialen Gemeinschaft Individuen, welche die Fähigkeit zur Fortpflanzung mehr oder minder vollkommen eingebüßt haben. Sie haben aber nicht jene Instinkte eingebüßt, welche wir neben den Ernährungs- und Paarungsinstikten als die stärksten im Tierleben kennen gelernt haben, die Brutpflegeinstinkte. Ja, diese scheinen bei ihnen durch das Erlöschen der Paarungsinstinkte noch verstärkt worden zu sein.

Auch scheinen die Arbeiter der Insektenstaaten mit dem Verlust der Fortpflanzungsfähigkeit einen Teil ihrer Individualität verloren und an ein größeres Ganzes, ihren Staat, abgegeben zu haben. Ihren Genossen gegenüber ist der sonst die Natur durchziehende Konkurrenzkampf erloschen. Gegenseitige Hilfe ist als fördernder Faktor an dessen Stelle getreten. Wir haben die staatenbildenden Insekten beim Bauen, beim Jagen, bei der Brutpflege, bei vielen anderen Verrichtungen einander gegenseitig helfen sehen. Ein Teil der gesammelten Nahrung, die wir sonst Tiere, außer vor ihren Jungen und selten auch vor ihren Weibchen, eifersüchtig verteidigen sehen, gehört hier stets den anderen, der Gemeinschaft. Ja, gegenseitige Fütterung lernten wir bei Ameisen und Termiten kennen, die so die Gewohnheiten der Brutpflege auf das tägliche gemeinsame Leben der erwachsenen Stadien übertragen.

Was aber vor allem die Insektenstaaten ähnlich wie die Gemeinschaften geselliger und herdenbildender Tiere auszeichnet, ist die Fähigkeit gegenseitiger Verständigung der Mitglieder des Staates untereinander. Zunächst sind sie zusammengehalten durch besondere Gerüche; Gerüche der Individuen, der Königinnen, des ganzen Baues, deren Kombination den Nestgeruch ausmacht. Mit fremden Substanzen gebadete Individuen, vor allem solche, denen man einen fremden Nestgeruch beigebracht hat, werden nicht mehr als zugehörig erkannt. Bestimmte Töne dienen dazu, bei Bienen, bei Ameisen und manchen Termiten dem ganzen Stock bestimmte Ereignisse zu signalisieren. Ich erinnere nur an die Weiselunruhe oder den Schwarmton der Bienen, an das Hämmern und Knacken der Soldaten der Termiten. Bei Ameisen und Termiten finden wir aber als Verständigungsmittel die Fühlersprache ausgebildet. Durch Betrillern mit den Fühlern werden bestimmte Wahrnehmungen von einem Tier dem andern vermittelt. Eine Ameise, die Beute gefunden hat, betrillert eine andere, diese geht darauf ohne Begleitung zu jenem erwünschten Gegenstand hin, während die erste weitere Hilfe heranholt. Die Soldaten der Termiten sahen wir in ähnlicher Weise die Arbeiter zu gewissen Arbeiten veranlassen. Die Sprache ist also auch hier die Voraussetzung für soziale Gemeinschaft und sie entwickelt sich Hand in Hand mit ihr. Wir können nicht daran zweifeln, daß die Sprache der Ameisen und Termiten komplizierter und inhaltsreicher ist als diejenige der Wespen und Bienen.

Zweites Buch

Das Tier und die unbelebten Elemente seines Lebensraumes

9. Kapitel.

Kosmische Einflüsse. Periodizität.

In dem ersten Teil dieses Bandes haben wir die Zusammenhänge der Tierarten mit den belebten Faktoren ihrer Umgebung studiert. Wir konnten feststellen, daß diese Zusammenhänge vielfach ganz außerordentlich kompliziert sind. In nicht allzu vielen Fällen vermochten wir die Zusammenhänge so weit zu analysieren, daß wir bestimmte Eigenschaften der Tiere als direkt durch ihre belebte Umgebung bedingt erkannten. In den Abschnitten des zweiten Buches werden wir häufiger auf solche direkten Zusammenhänge stoßen. Die unbelebten Faktoren im Lebensraum eines Tieres lassen sich leichter variieren und experimentell beeinflussen als die belebten. Die Art ihrer Einwirkung ist oft leichter zu durchschauen. So werden wir denn in diesem Teil des Buches vielfach von präziseren Resultaten der Forschungen zu berichten haben als im ersten Teil und im Zusammenhang damit in der Lage sein, unsere Darstellung knapper zu gestalten.

Und doch werden wir bald einsehen, daß äußere Einwirkungen, welcher Art sie auch sein mögen, auf das komplizierte System, das der Körper eines Tieres darstellt, sehr schwer genau zu kontrollieren und in allen ihren Einzelheiten zu berechnen und zu beherrschen sind. Schon gleich dieses erste Kapitel wird uns darüber belehren.

Ich bezeichne als kosmische Einflüsse solche, welche, von Geschehnissen außerhalb unseres Erdballs ausgehend, auf die Tierwelt einwirken. In der Mehrzahl der Fälle lösen kosmische Ereignisse Vorgänge auf der Erde aus, welche auf die Tierwelt Einfluß haben können. Dann ist natürlich der Einfluß der kosmischen Geschehnisse nur ein indirekter. Wenn also die Erde in einem Jahre um die Sonne wandert, wenn durch die Achsendrehungen der Erde Tag und Nacht miteinander abwechseln, oder wenn im Laufe eines Monates der Mond seine vier Viertel durchläuft, so veranlassen diese periodischen Erscheinungen mancherlei periodische Geschehnisse im Tierleben. Da wir aber oft klar erkennen und eventuell durch Experimente beweisen können, daß solche Periodizität bedingt ist durch periodisches Abwechseln zwischen Licht und Dunkelheit, zwischen Wärme und Kälte usw., so behandeln wir sie zweckmäßiger in den Kapiteln, in denen überhaupt der Einfluß der genannten großen Naturkräfte zur Darstellung gelangt. Es gibt aber einige Vorgänge im Tierleben, bei denen wir das periodische Geschehen nicht auf einen direkten Einfluß einer periodisch wirkenden Naturkraft zurückführen können. Es handelt sich um Fälle, in denen wir nur das zeitliche Zusammentreffen periodischer Erscheinungen im Leben gewisser Tiere mit solchen im Weltall konstatieren können. Wir wollen in diesem Kapitel einige solche Fälle darstellen und dabei die Gelegenheit benützen, um das periodische Geschehen als solches und seine Verbreitung im Tierreich kurz zu schildern.

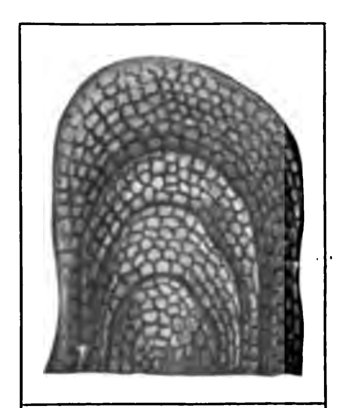
In der Nachbarschaft einiger Inseln des Stillen Ozeans, vor allem bei den Fidji-, Samoa-, Tonga- und Gilbert-Inseln, aber auch in einigen andern Gegenden der Erde treten die mit Geschlechtsprodukten beladenen epitoken Hinterenden gewisser mariner Anneliden (vgl. Bd. I, S. 513, Bd. II, S. 502) zu bestimmten Zeiten des Jahres in unge-

heuren Massen auf. Bei den Samoainseln ist es im Oktober oder November, und zwar acht Tage vor Vollmond, im Morgengrauen, daß die Schwärme sich zeigen, wie den Eingeborenen dort seit altersher bekannt zu sein scheint. An mehreren Tagen wimmelt das Meer von so kolossalen Massen der Tiere, daß man sie mit Eimern herausschöpfen kann. Nach Friedländer schwärmen die Tiere früh morgens vor Sonnenaufgang. Erst erscheinen einige wenige Individuen, dann werden es ihrer immer mehr, im Verlauf des Vormittags verschwinden sie wieder. Da das, was man Palolo nennt, nur die zur Verbreitung der Geschlechtsprodukte eigenartig umgewandelten Hinterenden von Borstenwürmern sind, suchen wir an diesen Bildungen vergeblich nach einem Kopf. Dieser ist mit dem Vorderende des Tieres in den Löchern der Korallenfelsen zurückgeblieben. Es handelt sich um ein polychätes Annelid, welches den Namen Eunice viridis Gray führt. Wenn die „Palolo" Sperma und Eier in das umgebende Meerwasser ausgestoßen haben, wo die Befruchtung stattfindet, gehen sie selbst zugrunde. Daß die Erscheinung des Palolo von so vielen Reisenden beachtet worden ist, ist dadurch bedingt, daß die Eingeborenen der Südseeinseln an den Palolotagen mit Hunderten von Boten zum Fang ausziehen und meist aus dieser nächtlichen Fischerei ein großes Fest machen. Für uns ist die ganze Erscheinung deswegen an dieser Stelle zu erwähnen, weil von allen Beobachtern übereinstimmend ein Zusammenhang mit den Mondphasen behauptet wird. Es sollen fast stets drei Tage sein, an denen der Palolo schwärmt, und zwar sollen sie stets mit dem letzten Mondviertel Ende Oktober oder Anfang November jeden Jahres zusammenfallen. Friedländer konnte keinen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen dem Palolophänomen und der Gezeitenbewegung oder dem Lichte des Mondes auffinden. Ähnliche merkwürdige periodische Erscheinungen sollen in Samoa auch bei einigen anderen Tieren sich nachweisen lassen. So sollen einige Krebse, und zwar Sesarma rotundata Hess nach Krämer, ferner Cardisoma guanhumi Latr. var. carnifex (Herbst) einige Tage vor dem Erscheinen des Palolo, die erstgenannte Art genau acht Tage vor ihm, zum Meere wandern, um daselbst „zu baden". Auch für den Kokosnußräuber Birgus latro L. wird ein Zusammenhang der Wanderungen zum Meer mit Mondphasen angegeben. Es ist sehr bemerkenswert, daß es sich um drei Formen landbewohnender Krebstiere handelt, welche ihre Eier am Hinterleib tragen, und von denen zum Teil mit Sicherheit bekannt ist, zum Teil angenommen wird, daß sie ihre Larven zur Weiterentwicklung ins Meerwasser bringen. Bei all diesen Formen würde es sich also um Wanderungserscheinungen handeln, welche mit geschlechtlichen Prozessen bzw. mit Fortpflanzungserscheinungen zusammenhängen. Auch in einigen anderen Gegenden der Erde, so in Florida und an der japanischen Küste, treten zu bestimmten Zeiten die epitoken Teile von Annelidenarten in großen Schwärmen auf. Bei Florida ist es nach J. Goldborough Mayer Eunice fucata, die zur Zeit des letzten Mondviertels an der Meeresoberfläche erscheint, während der japanische Palolo (Ceratocephale osawai) einer anderen Gattung angehört. Er erscheint vom Juni ab, zu welcher Zeit die Geschlechtsreife beginnt, und zwar am ersten oder zweiten Tag nach Neu- oder Vollmond, abends zwischen 6 und 7 Uhr, wenn die Flut zurückebbt. Bei dieser Form, welche die Japaner Itome nennen, schwärmt das Vorderende des Tiers, das von jenen Batsu genannt wird. Daß in all diesen Fällen die so geheimnisvoll erscheinende Periodizität sich vielleicht auf sehr einfache Ursachenkomplexe wird zurückführen lassen, darauf weisen gewisse botanische Beobachtungen hin. In Siam wird z. B. bei der Orchidee Dendrobium crumentatum jeweils in einem weiten Gebiet bemerkt, daß alle Exemplare an einem Tag gleichzeitig aufblühen. Das dürfte auf gemeinsame Abstammung zurückzuführen sein.


Abb. 649. Dipsas plicatus.
Chinesische Teichmuschel (von außen). Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Auch sonst wird von Meerestieren eine bis jetzt in ihren Zusammenhängen noch unverständliche Periodizität der geschlechtlichen Erscheinungen behauptet. So finden sich Angaben, daß in der Gegend von Nizza die Seeigel regelmäßig zur Zeit des Vollmondes voll entwickelte Ovarien besitzen, welche zum Ablaichen bereit sind. Es sollen sogar die von den Einwohnern der Mittelmeerländer gern gegessenen Seeigelovarien auf den Märkten zur Vollmondszeit einen höheren Preis erzielen als sonst. Ja, entsprechende Angaben finden sich schon bei den antiken Schriftstellern. Jedenfalls ist es eine sehr merkwürdige Erscheinung, daß z. B. beim Menschen, aber auch bei Affen, die Menstruation in Perioden erfolgt, welche mit dem Mondmonat übereinstimmen. Arrhenius, welcher Überlegungen über die Zusammenhänge zwischen Mondphasen und biologischen Vorgängen angestellt hat, macht auch darauf aufmerksam, daß Geburtenhäufigkeit, Häufigkeit epileptischer Anfälle und andere Vorgänge zur Zeit bestimmter Mondphasen auf gesetzmäßige Zusammenhänge hinweisen. Er ist der Meinung, daß die von ihm und Ekholm entdeckte Einwirkung des Mondes auf die Luftelektrizität etwa zur Erklärung herangezogen werden könnte. Wie dem auch sei, jedenfalls soll der Ausdruck kosmische Einflüsse nur provisorisch den Bereich der wirksamen Faktoren umgrenzen und andeuten, daß wir vorläufig über die direkten bewirkenden Ursachen noch nichts wissen.

Bei den Meerestieren liegt es nahe, an einen bestimmten Zusammenhang zu denken. Ebbe und Flut sind bekanntlich vom Mond und seinen Phasen abhängig. Nun hat G. Bohn an Aktinien der Küsten der Normandie und Bretagne sehr merkwürdige Beobachtungen gemacht, welche eine Abhängigkeit periodischer Erscheinungen von Ebbe und Flut erkennen lassen. Er konnte zeigen, daß die betreffenden Aktinien, welche an der Gezeitengrenze vorkommen, bei Ebbe bloßgelegt werden, während zur Flutzeit reichliches Meerwasser sie umspült. Vor den Folgen der Austrocknung sichern sie sich durch energische Kontraktion ihres Körpers, die volle Pracht ihrer Tentakelkrone entfalten sie erst dann wieder, wenn die steigende Flut sie mit hinreichendem Wasser versorgt hat. Nun konnte Bohn feststellen, daß die Tiere im gleichen Rhythmus sich kontrahierten und ausdehnten, wenn sie, dem Einfluß von Ebbe und Flut entzogen, in Aquarien des Laboratoriums gehalten wurden. Im gleichmäßig stillen und reichlichen Wasser des Aquariums zogen sie sich stark zusammen zu der Zeit, wenn draußen ihre Genossen durch die zurückweichende Ebbe entblößt wurden. Sie entfalteten sich erst dann wieder, wenn die Flut draußen anstieg. Erst nachdem sie wochenlang im Aquarium gelebt hatten, verlor sich dieser eigentümliche rhythmische Vorgang.


Abb. 650. Aalschuppe mit Zuwachsstreifen von vier Jahren. Vergr. 50 mal. Nach Walter.

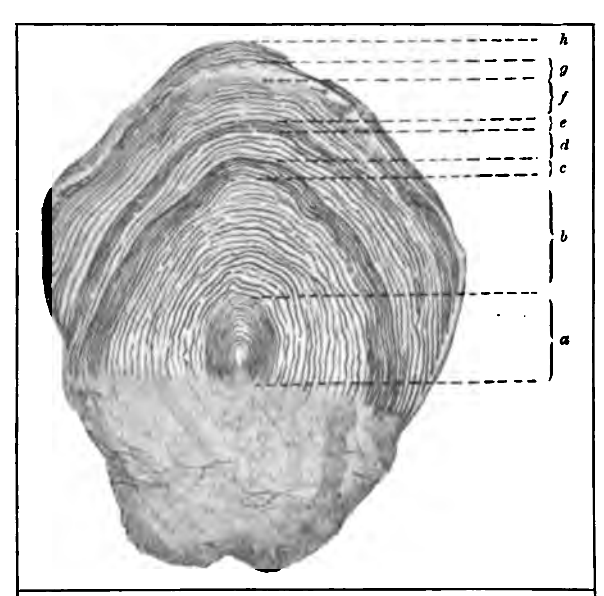


Abb. 651. Lachsschuppe. Das Tier stand im 5. Lebensjahr und hatte im 4. Jahr seine erste Laichwanderung ausgeführt. *a* Schuppenzentrum im Süßwasser entstanden; *b* 1. Zuwachs im Meer (Sommer); *c* 2. Zuwachs im Meer (Winter); *d* 3. Zuwachs im Meer (Sommer); *e* 4. Zuwachs im Meer (Winter); *f* 5. Zuwachs im Meer (Sommer); *g* 6. Zuwachs im Meer (Winter), zum Teil von der Laichmarke wieder aufgelöst; *h* 7. Zuwachs im Meer (Sommer). Vergr. 10 mal. Orig. nach der Natur.

Diese Beobachtungen und andere, die wir vor allem im Kapitel über den Einfluß des Lichtes auf die Tiere zu erörtern haben werden, weisen darauf hin, daß die Tendenz, unter dem Einfluß periodisch wechselnder Bedingungen der Außenwelt im entsprechenden Rhythmus gewisse Reaktionen auszuführen, im Tierreich weit verbreitet ist, ja vielleicht sogar eine der Grunderscheinungen des Organischen darstellt.

In diesem rhythmischen Geschehen, welches auch dann noch andauert, wenn die Ursachen, welche es ursprünglich auslösten, nicht mehr einwirken, können wir mit Semon das Anzeichen einer dem Gedächtnis der höheren Tiere entsprechenden Fähigkeit erblicken, welche aller lebenden Substanz zukommt. Semon bezeichnet solche Erscheinungen als mnemische Erscheinungen und hat sie zur Grundlage einer interessanten Theorie gemacht.

Wie jene mnemischen Erscheinungen vielleicht im Grunde genommen durch periodischen Stoffverbrauch oder sonstige durch Bau und Lebenserscheinungen der Tiere gesetzmäßig periodisch wechselnde Ereignisse bedingt sein mögen, so sehen wir auch sonst an den Tieren periodisch ablaufende Vorgänge sich abspielen und zum Teil sehr auffällig in die Erscheinung treten. Wir wollen nur ein Beispiel hier noch anführen: Die Ernährung vieler Tiere, welche in Gebieten mit sehr verschieden gearteten Jahreszeiten leben, ist einem Wechsel unterworfen. Auf Zeiten reichlicher Ernährung folgen Zeiten des Hungerns. Das ist besonders deutlich bei wechselwarmen Tieren ausgeprägt.

Da das Wachstum von der Ernährung abhängig ist, folgen bei solchen Tieren auf Perioden starken Wachstums solche, in denen die Größen- und Gewichtszunahme gering oder ganz unterdrückt ist. So wachsen z. B. viele Schnecken stark während der feuchten Zeit, während sie in der trocknen Zeit das Wachstum zum größten Teil einstellen. Muscheln und Fische wachsen hauptsächlich in der warmen Jahreszeit. Das periodische Geschehen findet einen Ausdruck im Körperbau dieser Tiere, und zwar vor allem am Skelett. Bei Schnecken und Muscheln zeigen die Schalen Zuwachsstreifen (Abb. 649), aus deren Wechsel man ablesen kann, wie viele günstige und ungünstige Zeiten das Tier durchgemacht hat. Bei ihnen stimmen diese Perioden nicht immer mit dem jährlichen Wechsel der Jahreszeiten überein. Dagegen ist bei vielen Fischen gemäßigter und kalter Klimate der Wechsel im Wachstum vollkommen von der Aufeinanderfolge einer warmen und einer kalten Jahreszeit abhängig. Alle Knochen, vor allem die Otolithen und die Schuppen der Knochenfische zeigen „Zuwachsstreifen". Es wechseln dichte schmale mit lockeren breiten Schichten ab. Erstere sind Winter-, letztere Sommerzuwachs. Wie aus den Jahresringen der Bäume kann man also aus ihnen das Alter der Fische ablesen. So stammt die auf voriger Seite (Abb. 650)

abgebildete Schuppe von einem vierjährigen Aal. Bei den Lachsen können wir nicht nur das Alter, sondern noch viel mehr über das Schicksal ihrer Träger aus der Schuppenstruktur ablesen. Wir können erkennen, in welchem Lebensjahr und wie oft das Tier seine Laichwanderung ins Süßwasser angetreten hat. Denn der Materialverbrauch zum Aufbau der Geschlechtsorgane und die Hungerperiode der Laichzeit ist selbst am Skelett nicht spurlos vorübergegangen. Schuppen und Knochen wurden angegriffen, wie ein ungleichmäßiger Rand, ein Korrosionsstreifen an der Schuppe andeutet. Wenn das Tier glücklich wieder ins nahrungsreiche Meer zurückgelangt war, begann sofort wieder intensives Wachstum, durch das zuerst das Manko am Skelett ersetzt wurde. So entsteht die sogenannte Laichmarke, auf welche wieder der normale Zuwachs mit seinem regelmäßigen Wechsel folgt (Abb. 651).

10. Kapitel.

Das Medium.

Alle Tiere leben entweder in flüssigem oder gasförmigem Medium. Sie sind entweder Wasserbewohner, oder sie leben in der Luft. Einige Gruppen von Formen wie die Parasiten leben in Flüssigkeiten, deren Zusammensetzung erheblich von derjenigen des Wassers abweicht. Für die Betrachtung dieses Kapitels genügt aber die Unterscheidung von flüssigen und gasförmigen Medien. In beiden Medien können die Tiere auf einem ganz verschieden beschaffenen Substrat und in einem verschiedenen Verhältnis zu den festen Bestandteilen der sie umgebenden Natur vorkommen. In Steinen und Holz bohrende Tiere z. B. können sowohl von Luft als auch von Wasser umgeben sein. Die Beziehungen zum Substrat werden im nächsten Kapitel behandelt werden.

Hier wollen wir uns zunächst darüber orientieren, welche Tiere Wasser- und welche Luftbewohner sind. Wir beginnen mit ersteren. Zu ihnen können wir die Gesamtheit der Protozoen, sämtliche Coelenteraten und Echinodermen rechnen. Mit geringen Ausnahmen gehören zu ihnen die frei lebenden Würmer, sehr viele Mollusken, unter ihnen alle Cephalopoden. Fast alle Crustaceen leben im Wasser oder sind doch in ihrer Lebensgeschichte mehr oder minder von Beziehungen zum Wasser abhängig. Wasserbewohner sind ferner alle Tunikaten, Brachiopoden, Bryozoen und Rotatorien. Je weiter wir unter den Wirbeltieren aufwärts steigen, um so weniger wasserbewohnende Formen treffen wir an. Noch sind alle Leptokardier, Cyclostomen und alle Haie ans Wasser gebunden, aber schon unter den Knochenfischen gibt es eine geringe Anzahl von Formen, welche einen Ansatz zum Übergang aufs Land machen, und bei den Amphibien sind die formenreichsten Gruppen, die Froschlurche, wenigstens im erwachsenen Zustand Luftbewohner. Wenn wir auch unter den Reptilien, Vögeln und Säugetieren große Gruppen kennen, die für ihre gesamte Lebensführung vom Wasser vollkommen abhängig sind, so gibt es doch unter ihnen keine Formen, welche in dem gleichen Sinn Wasserbewohner sind wie die bisher aufgeführten Tiere.

Das Hauptkontingent der Luftbewohner wird von den Insekten, den höheren Amphibien, den Reptilien, Vögeln und Säugetieren gestellt. Wir finden allerdings auch in den vorher aufgeführten Gruppen der Wasserbewohner einzelne Formen oder Gruppen von Formen, welche das Wasser verlassen und sich an das Leben auf dem festen Lande angepaßt haben. So ist eine ganze Gruppe niederer Würmer, die der Landplanarien, zu Bewohnern des festen Landes geworden. Diese zum Teil sehr großen Tiere leben fast aus-

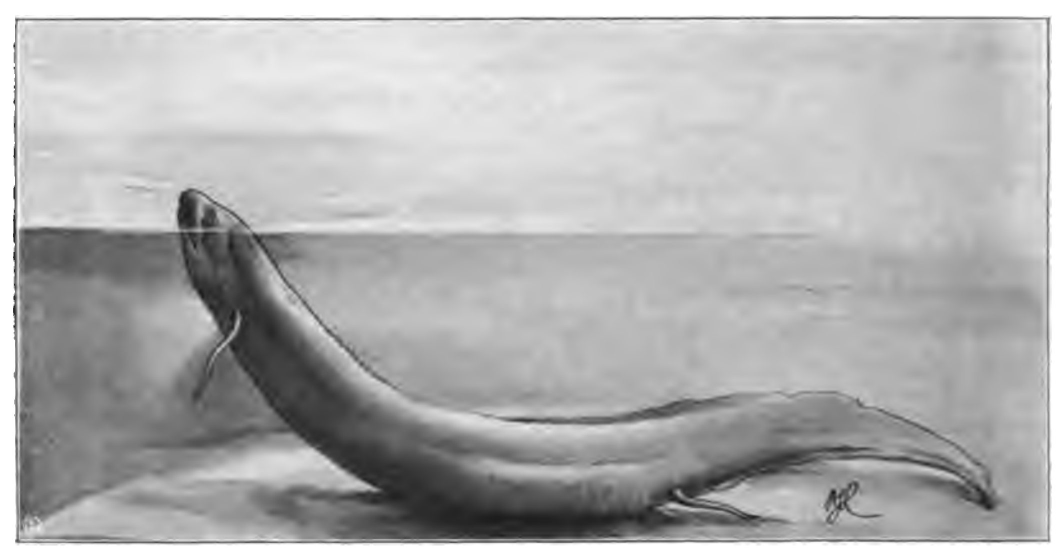


Abb. 652. Lungenfisch (Lepidosiren paradoxus Fitz.) an der Wasseroberfläche Luft schnappend. Verkl. 1/4. Orig. nach dem Leben.

schließlich in den Tropen. Sie sind ein charakteristisches Beispiel dafür, unter welchen Umständen Wassertiere zum Landleben übergehen können. Denn sie kommen nur in Gegenden vor, in denen normalerweise eine hohe Luftfeuchtigkeit herrscht, und auch da leben sie meist verborgen unter Baumrinden und Steinen, überhaupt an feuchten Orten, welche sie nur nachts verlassen. Landbewohner sind auch die Regenwürmer unter den oligochäten Anneliden. Wir haben früher ihre Lebensweise S. 245 geschildert und haben damals gesehen, daß auch sie auf von Feuchtigkeit durchtränkten Boden angewiesen sind, den sie nur unter bestimmten Verhältnissen und auch dann oft auf Gefahr des Austrocknens hin verlassen. Auch Landblutegel gibt es fast nur in den feuchten Regenwäldern der Tropen. Regendurchfeuchtete Gebiete sind es auch, welche gewissen Protozoen es erlauben, in relativ geringen Wassermengen zu leben. Die Erdamöben und andere in feuchten Erdböden gefundene Rhizopoden stehen in naher Beziehung zur Moosfauna. Die vielfach von Feuchtigkeit vollgesogenen Moospolster der Wälder und Gebirge, der Moore und Felsen, der Baumrinden und Strohdächer enthalten oft alle möglichen kleinen Tiere aus verschiedenen Abteilungen des Tierreichs. Es sind das hauptsächlich eine Anzahl von Protozoenarten, ferner Rotatorien, Bärentierchen und eventuell einige Crustaceenformen. Das sind alles Tiere mit kurzem Lebenszyklus, denen das im Moospolster eingesaugte Wasser erlaubt, eine kurze Frist zu leben, bis neue Austrocknung droht. Dann gehen diese Formen in Dauerstadien über, die erst bei neuer Durchfeuchtung zu neuem Leben erwachen. Sie sind also biologisch kaum von den Bewohnern kleiner Tümpel zu trennen und gehören mithin noch vollkommen zu den echten Wasserbewohnern.

Unter den Mollusken dagegen kennen wir Landschnecken aus einigen Gruppen (Pulmonaten und Cyclostomiden). Die wichtigsten unter ihnen sind die Lungenschnecken, welche, wie wir später sehen werden, in jeder Beziehung zu echten Landtieren geworden sind. Das gilt auch für einige Gruppen unter den landbewohnenden Krebstieren. Die meisten derselben, wie die Landkrabben, die aufs Land gehenden Einsiedlerkrebse usw., stellen aber nur aberrante Mitglieder von echten wasserbewohnenden Tiergruppen dar. Die Landasseln jedoch sind vollkommen an das Landleben angepaßte Krebstiere.

Unter den vorhin als echte Landbewohner angeführten Gruppen gibt es, wie erwähnt, einige Abteilungen, die ins Wasser gehen und dauernd im Wasser leben. Das ist z. B. bei den vielen Wasserinsekten, also Wasserwanzen, Wasserkäfern usw., der Fall. Unter den Amphibien sind die Schwanzlurche, unter ihnen speziell die Perennibranchiaten, echte Wassertiere. Dagegen die Wasserreptilien, unter ihnen Schildkröten und Krokodile, die Wasservögel, unter ihnen selbst Formen, wie die Taucher und Pinguine, und schließlich die höchst angepaßten Wassersäugetiere, wie die Robben und Wale, sie alle können wir keine echten Wassertiere nennen.

Denn die wichtigsten biologischen Beziehungen zum Medium ergeben sich aus den Erscheinungen des Gaswechsels. Beide Gruppen von Tieren, die Luftbewohner und die Wasserbewohner, atmen in einer ganz verschiedenen Weise. Auf einer niederen Stufe und bei kleinen Organismen genügt bei den Wasserbewohnern Hautatmung; sowie bei ihnen aber die Atmungsorgane zentralisiert sind, finden wir als solche Kiemen. Bei den Luftatmern ist das typische Organ bei lokalisierter Atmung die Lunge, während bei nichtlokalisierter Atmung Tracheen an deren Stelle treten. Hautatmung vermag bei Luftatmern nur ganz selten den vollen Sauerstoffbedarf des Tieres zu decken, während sie immerhin sehr häufig eine akzessorische Rolle im Gaswechsel spielt. In welcher Form bei den einzelnen Tiergruppen die Atmungsorgane ausgebildet sind, ist in dem ersten Bande dieses Werkes bereits ausführlich klargelegt worden. An dieser Stelle sei nur noch daran erinnert, daß wir früher schon zwei Methoden erwähnt haben, durch welche Tiere ihren Sauerstoffbedarf bestreiten können, ohne auf den in der atmosphärischen Luft enthaltenen oder im Wasser gelösten Sauerstoff angewiesen zu sein. Es ist dies die Sauerstoffversorgung durch symbiotische Algen (vgl. S. 263) und die Deckung des Sauerstoffbedarfs durch Reservesubstanzen von hoher Verbrennungswärme bei anaerobiontischen Tieren. Erstere Methode kommt nur bei Wassertieren, letztere nur bei den ebenfalls in Flüssigkeiten wohnenden Saprozoen und Parasiten vor.

Noch vor kurzem hat Doederlein darauf aufmerksam gemacht, in welch entscheidender Weise das Medium den Bau und die Lebensweise der Tiere bestimme. Er zeigte, daß im allgemeinen die niederen Tiere, also Protozoen, Coelenteraten, Würmer und Echinodermen Wasseratmer, daß unter den Mollusken nur die oben erwähnten beschränkten Gruppen Luftatmer sind. Die Arthropoden und Vertebraten lassen sich in je zwei etwa gleichwertige Unterstämme teilen, von denen jeweils der niedere die Wasseratmer, nämlich die Crustaceen und Fische, der höhere die Luftatmer, Tracheaten und Quadrupeden, umfaßt. Doederlein legt bei seinen Ausführungen über die Anpassungen der Tiere an ihr Medium besonderen Wert auf das spezische Gewicht des Wassers, indem er zeigt, daß das Vorkommen von schwebenden kleinen Pflanzen und Tieren den Wassertieren die Ernährung kolossal erleichtert; das überall vorhandene Plankton und die am Boden der Gewässer abgelagerten, aus ihm stammenden Detritusmengen bringen es mit sich, daß die Wassertiere kaum nach ihrer Nahrung zu suchen brauchen. So können selbst die kleinsten, schwächsten und einfachst organisierten Tiere im Wasser selbständig leben und sich dort ernähren. Wassertiere können also den niedersten Stämmen angehören, ihre Nachkommenschaft kann klein und unvollkommen entwickelt sein, wenn sie zu selbständigem Leben schon gezwungen ist. Daher finden wir bei den Wassertieren die kleinsten Eier und Larven, denen nur in minimalen Mengen Nahrungsdotter mitgegeben ist. In der Regel werden bei Wassertieren die Eier einfach in das umgebende Wasser entleert oder an beliebige Gegenstände der Umgebung angeklebt. Gegenüber der Masse der in dieser Weise sich fortpflanzenden Wassertiere treten die Fälle

von Brutpflege sehr stark zurück. Wassertiere bieten uns auch die Beispiele extremster Fruchtbarkeit, bei ihnen kommen die größten Eizahlen vor, die von einem Weibchen auf einmal produziert werden. Die Leichtigkeit des Nahrungserwerbes bedingt ferner die Geselligkeit und Herdenbildung vieler Wassertiere. Dieses sowie die Schwimmfähigkeit der Geschlechtsprodukte in dem spezifisch schweren Wasser ermöglicht die Befruchtung außerhalb des mütterlichen Körpers oder innere Befruchtung durch Vermittlung des Wasserstromes. So erklärt es sich, daß bei den Wassertieren die Geschlechter sich nicht suchen, daß bei ihnen Liebeswerbungen und Kämpfe rivalisierender Männchen relativ selten sind. Im Zusammenhang damit sind Stimmorgane bei Wassertieren sehr selten. So hoch differenzierte Bewegungsorgane, wie sie den Lufttieren eigentümlich sind, kommen nur in Ausnahmefällen den Wassertieren zu, ja wir finden bei ihnen und zwar nur bei ihnen sessile Lebensweise weit verbreitet; diese bringt es wieder mit sich, daß unter ihnen im Gegensatz zu den Lufttieren Formen mit radiärem oder zyklischem Bauplan relativ häufig sind. Nur Wassertiere vermehren sich ungeschlechtlich durch Teilung oder Sprossung und bilden die für Meerestiere so charakteristischen Tierstöcke. Für Tiere des bewegten Wassers ist die Erhöhung des Körpergewichts oft vorteilhaft. So finden wir denn gerade bei ihnen dies Ziel häufig durch Ablagerung von großen Mengen von kohlensaurem Kalk in ihren Geweben erreicht.

Mit dem Fehlen ausgiebigerer Lokomotion hängt die geringere Entwicklung der Sinnesorgane und die relativ geringe Intelligenz der Wassertiere, die auch in dieser Beziehung niedere Tiere sind, zusammen.

In einer Beziehung pflegen aber Wassertiere sich vor den Lufttieren auszuzeichnen, und zwar in der Komplikation ihrer Metamorphose, welche durch die geringe Größe und den niederen Entwicklungszustand, in welchem die Jungen meist selbständig werden, bedingt ist. Da auch die sessilen und schwer beweglichen Formen meist Larvenzustände besitzen, welche einen Teil ihres Lebens frei schwebend im Wasser zubringen, da weiter eine große Anzahl auch erwachsener Meerestiere ein planktonisches Leben führt, so ist der Einfluß, den sonst die Isolierung auf die Artbildung besitzt, bei ihnen bedeutend eingeschränkt. Denn die Meeresströmungen verbreiten die einzelnen Arten über sehr große Gebiete. So finden wir bei den Meerestieren relativ viel weniger Arten als bei den Landtieren.

Doederlein hebt auch hervor, daß kein Wassertier eine so große Bewegungsschnelligkeit erreicht, als sie bei Landtieren vorkommt. Alle schnellen Schwimmer sind nach einem bestimmten Prinzip organisiert. Sie besitzen einen spindelförmigen Körper, der abgeflacht sein kann, und der nahe am hinteren Körperende Bewegungseinrichtungen trägt, die nach Art eines Propellers wirken und gleichzeitig der Steuerung dienen. Diese Einrichtungen, wie sie in Gestalt eines verbreiterten abgeflachten Schwanzes bei Walen, Sirenen, Krokodilen, Seeschlangen, Schwanzlurchen und Fischen oder, repräsentiert durch die weit hinten angebrachten Gliedmaßen bei Pinnipediern, Pinguinen, Froschlurchen, Wasserkäfern, Wasserwanzen (Notonecta), makruren Krebsen, oder durch den nach vorn gerichteten Sipho der Cephalopoden, vorkommen, sind im ersten Bande dieses Werkes nach Bau und Funktion bereits beschrieben worden. Hier müssen wir hervorheben, daß schnelle und ausdauernde Schwimmer sich nur innerhalb der drei höheren Tierstämme entwickelt haben, und daß ein Teil von ihnen sogar zu den Luftatmern gehört.

Die bisher besprochenen Besonderheiten der Wassertiere betreffen hauptsächlich Meerestiere. Die meisten von ihnen sind auch den Süßwassertieren eigentümlich. Doch ist hervorzuheben, daß die Isoliertheit der Binnengewässer eine relativ große Formenmannigfaltigkeit der Süßwassertiere zur Folge hat.

Auch bei der Charakterisierung der Lufttiere wollen wir zunächst die Beziehungen zu dem geringeren spezifischen Gewicht ihres Mediums in den Vordergrund stellen. Schwebtiere im eigentlichen Sinn des Wortes gibt es in der Luft nicht. Wir werden allerdings später sehen, daß einige wenige Ausnahmen eine Bewegungsart aufweisen, die derjenigen der planktonischen Wassertiere bis zu einem gewissen Grade ähnelt. Im allgemeinen brauchen aber Lufttiere, um sich vom Boden zu entfernen, fortdauernde Kraftleistungen, große Muskelarbeit, die es ihnen auch nicht ersparen können, nach einiger Zeit zum Boden zurückzukehren, um da auszuruhen.

Die Mehrzahl der Luftatmer sind demgemäß Landbewohner, nur wenige Formen sind sekundär ans Wasser angepaßt, wo sie die höchststehenden Typen unter den Wassertieren repräsentieren.

Da es in der Luft kein Plankton gibt, ist der Nahrungserwerb der Landtiere viel schwieriger als derjenige der Wassertiere. Erstere müssen sich ihre Nahrung suchen, sie brauchen bessere Sinnesorgane und eine höhere Intelligenz. Die Pflanzen und Tiere des Landes sind in komplizierter Weise gegen Austrocknung und sonstige Fährlichkeiten geschützt, sie können also den verschiedenen Arten nicht wahllos zur Nahrung dienen. Je nach ihrer Beschaffenheit brauchen die verschiedenen Formen komplizierte Einrichtungen, um sich ihrer zu bemächtigen, sie zu zerkleinern und zu verdauen. So finden wir denn gerade unter den Landtieren viel mehr Ernährungsspezialisten als unter den Wassertieren.

Da Übertragung der Geschlechtsprodukte bei Landtieren nicht etwa in einer ähnlichen Weise wie bei Pflanzen durch Wind und sonstige Vermittler vollzogen wird, so sind sie auf innere Befruchtung der Eier angewiesen. Wie die Nahrung so müssen die Landtiere auch ihre Gatten suchen. So sind bei ihnen denn die komplizierten Formen der Werbung, die Kämpfe mit Nebenbuhlern usw. zur Ausbildung gelangt. Sie allein besitzen hochentwickelte Stimmorgane.

Alle Landtiere sind bilateral gebaut; radiäre Formen, überhaupt festsitzende Lebensweise und Stockbildung gibt es bei ihnen nicht. Ungeschlechtliche Fortpflanzung fehlt ihnen, sie wird nur durch Parthenogenese vertreten. Die schwer zu erwerbende und zu bewältigende Nahrung ist den Jungen der Landtiere erst spät zugänglich. Sie werden daher in weit entwickeltem Zustand geboren oder bekommen auf ihren Lebensweg Nahrungsvorräte mit, welche entweder als Dotter im Ei enthalten oder von der Mutter in Schlupfwinkeln gesammelt worden sind oder schließlich vom eigenen Körper der Eltern hervorgebracht werden. Die großen Ansprüche, welche die Nachkommenschaft an die Mutter stellt, bedingt eine geringe Zahl der Jungen bei den Landtieren. Im ganzen genommen sind sie viel weniger fruchtbar als die Wasserbewohner. Ihre Abhängigkeit von den verschiedenen Bodenformationen erleichtert die Isolierung, welche in einem unverkennbaren Zusammenhang zu ihrem ganz erstaunlichen Artenreichtum steht.

Auch unter den Lufttieren sind die schnellsten Formen diejenigen, welche sich über den festen Boden erheben. Die Schnelligkeit der Bewegung zusammen mit den sonstigen großen Anforderungen, welche das Leben an die Landtiere stellt, erfordert eine hohe Ausbildung der Sinnesorgane. Die intelligentesten Tiere finden wir unter den Landtieren. Aus alledem geht hervor, daß der wesentliche Unterschied zwischen den beiden Medien darin gipfelt, daß die Lebensbedingungen am Land viel schwierigere sind als im Wasser. Das Leben in der Luft stellt bei weitem größere Anforderungen an den Bau und an die Intelligenz der Tiere, und somit finden wir unter den echten luftatmenden Landbewohnern nur hochorganisierte Tiere.



Abb. 653. Landkrabbe Cardisoma guanhumi Hbst. Verkl. ²/₃. Orig. nach der Natur.

Wichtige Unterschiede zwischen Wassertieren und Lufttieren ergeben sich ferner aus der Trockenheit der Luft. Die Wassertiere brauchen im allgemeinen gegen die austrocknende Wirkung der Luft nicht geschützt zu sein. Solange sie das Wasser nicht verlassen, können sie eine zarte Oberfläche besitzen; ihre Haut kann aus dünnwandigen Zellen bestehen, oft auch eine Schleimhaut sein. Es gibt einander nahestehende Wassertiere, welche sich den Einwirkungen der Luft gegenüber sehr verschieden verhalten. So stirbt z. B., um nur Fälle aus der Gruppe der Fische anzuführen, ein Hering wenige Minuten, nachdem er aus dem Wasser genommen wurde. In der Regel erholt er sich auch nicht wieder, wenn er rasch ins Wasser zurückgebracht wird; ein Wels oder Aal dagegen kann tagelang außerhalb des Wassers existieren und dann, ohne Schaden zu leiden, in sein Element zurückkehren. Daß solche Tiere den Aufenthalt in der Luft vertragen, ist nicht nur durch die Beschaffenheit der Haut, sondern auch durch die Lage der Atemorgane am Körper bedingt. Die Kiemen der Wasserbewohner stehen oft frei an der äußeren Oberfläche des Körpers; sind sie in Höhlen eingeschlossen, dann haben letztere, wie z. B. bei den meisten Fischen, eine weite Öffnung. Wassertiere dagegen, welche lange Zeit in der Luft zubringen können, wie z. B. die Aale, haben sehr enge Kiemenöffnungen.

Ganz Ähnliches finden wir bei denjenigen Krebsarten, die sich an das Leben in der Luft angepaßt haben. Solche gibt es vor allen Dingen am Meeresstrand, und zwar mehr in tropischen als in gemäßigten oder kalten Regionen. In unseren Breiten sind es meist kleine Krebsarten, welche sich da nur in der unmittelbaren Nachbarschaft des Strandes aufhalten; es sind das Flohkrebse und Asseln aus den Gattungen Orchestia, Talictrus u. a. In den Tropen dagegen gehen selbst sehr große Krebsarten zum Teil weit ins Land hinein. Es sind dies hauptsächlich Paguriden und höhere Krabben. Sie alle sind durch einen sehr

engen Verschluß ihrer Kiemenhöhle ausgezeichnet, der es ihnen ermöglicht, die Innenfläche dieses Raumes durch vorher aufgenommenes Wasser dauernd feucht zu erhalten. Da viele der hier in Betracht kommenden Arten, wie bereits im I. Band geschildert wurde, ihre Atmung in der Hauptsache nicht mit den Kiemen, sondern mit der Kiemenhöhlenwand und Auswüchsen an deren Oberfläche leisten, so haben sie oft sehr vergrößerte Kiemenregionen, welche stark über die übrige Kontur des Körpers sich vorwölben (Abb. 653).

An einem tropischen Strand können wir oft ein lebhaftes Treiben verschiedenartiger Tiere beobachten, unter denen Krebsarten eine Hauptrolle spielen. Wo ein flaches Sandufer sich hinstreckt, sehen wir die flinken Sandkrabben aus der Gattung Ocypode mit ihren langgestielten Augen wie Gespenster dahinhuschen. Sie leben nicht nur dauernd am Strand, sondern bauen sich auch in dessen Sand tiefe Höhlen. An sumpfigen Strandpartien, besonders wo Mangrovewälder gedeihen, kommen in ungeheueren Massen die absonderlichen, oft buntgefärbten Winkerkrabben vor (Abb. 390 S. 461); auch sie bauen im Schlamm Löcher, wandern aber ziemlich weit ins Land hinein. Felsige Uferpartien sind der bevorzugte Aufenthaltsort der großen und schönen Krabben aus der Gattung Grapsus. Sie alle entfernen sich in der Regel nicht sehr weit aus der feuchten Atmosphäre der Strandregion. Das gilt auch für die aufs Land gehenden Einsiedlerkrebse, so die Arten aus der Gattung Coenobita. Mit den Einsiedlerkrebsen nahe verwandt ist aber eine jener großen Krebsformen, welche tief in das Binnenland zu wandern pflegen. Es ist der bereits früher an mehreren Stellen erwähnte Kokosnußräuber (Birgus latro L.), von dem wir gehört haben, daß er selbst Kokospalmen erklettert, um sich seine Nahrung zu verschaffen. Noch ausgesprochenere Landtiere sind die großen Landkrabben der Tropen. Schon diejenigen Formen, welche das Süßwasser bewohnen, die vielen Arten der Familie der Potamoniden (=Telphusidae) haben die Neigung und Fähigkeit, oft lange Zeit außerhalb des Wassers zuzubringen. So findet man sie denn tief im Innern von Inseln und Festländern in den wärmeren Gebieten der Erde; stets aber sind sie an die Nachbarschaft von Süßwasserseen oder Flüssen gebunden. Ebenso haben manche Arten der Gattung Sesarma, welche das Brackwasser bewohnt und von diesem auch ins Süßwasser geht, die Fähigkeit, sich längere Zeit auf dem Lande aufzuhalten. Als echte Landbewohner werden sie aber weit überboten von den Landkrabben aus den Gattungen Gecarcinus und Cardisoma, welche, allerdings nur in dem feuchten Klima der Tropen, sich oft sehr weit von Wasseransammlungen entfernen können. Einen Schutz gegen Austrocknung gewähren vielen dieser Arten die Höhlen, in denen sie zu hausen pflegen, und in welche sie sich zu den heißesten Tageszeiten zurückziehen. Die Landkrabben polstern diese Höhlen mit Blattwerk aus, während der vorhin erwähnte Birgus zu demselben Zwecke die Kokosnußfasern verwendet. Alle diese Formen sind aber noch insofern vom Wasser abhängig, als sie zur Ablage ihrer Brut zum Meere wandern müssen. Die schon ziemlich weit entwickelten Embryonen kriechen im Wasser aus den Eischalen, die bis dahin an den Hinterleibsfüßen der Mutter hingen. Wichtig als Schutz gegen die Austrocknungsgefahr ist natürlich bei all diesen landbewohnenden Crustaceen der Besitz eines festen Chitinpanzers, welcher den ganzen Körper und alle Extremitäten überzieht.

Zu echten Landtieren im vollsten Sinne des Wortes sind unter den Krebsen gewisse Isopoden, die sogenannten Landasseln, geworden. Schon im ersten Band haben wir erfahren, daß ihre Atmung in einem so weitgehenden Grade an den Aufenthalt auf dem Lande angepaßt ist, daß die Respirationsorgane mit ihren feinen Luftkanälchen geradezu an das Tracheensystem der Insekten erinnern. Viele Landasseln sind auf recht feuchte Örtlichkeiten angewiesen, so z. B. die Gattung Ligia (z. B. L. oceanica), die nur an hauptsächlich felsigen

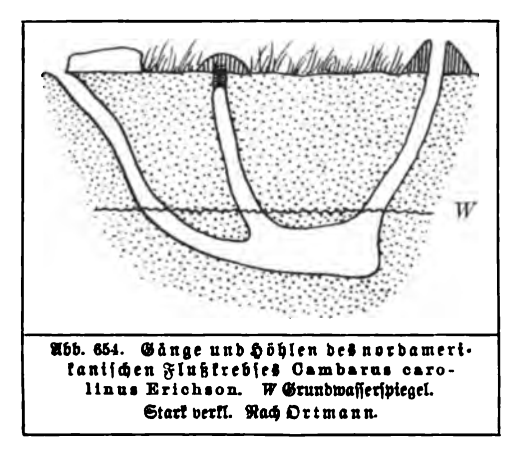


Abb. 654. Gänge und Höhlen des nordamerikanischen Flußkrebses Cambarus carolinus Erichson. W Grundwasserspiegel. Stark verkl. Nach Ortmann.

Meeresküsten lebt. Die binnenländischen Landasseln, so z. B. die Mauerasseln Oniscus murarius Cuv. und die Kellerassel Porcellio scaber Latr., sowie die zahlreichen anderen Gattungen von Landasseln, welche ja in ihrer Verbreitung ganz unabhängig von Wasseransammlungen sind, kommen stets nur an feuchten Orten vor. So finden sie sich unter Moos, Laub und Holz, an Mauern, in Kellern, Gewächshäusern, unter Steinen, alten Brettern und morschen Baumstämmen. Auch sie haben vielfach einen kräftigen Chitinpanzer, der ihre Rückenseite bedeckt. Vielfach ist ihre Bauchseite viel zarthäutiger. So wären sie wohl sehr der Gefahr des Vertrocknens ausgesetzt, hätten sie nicht die Gewohnheit, sich fester Unterlage anzuschmiegen, und manche auch die Fähigkeit, ihren Körper zu einer Kugel zusammenzurollen. Letztere Bewegung, welche sicher auch einen Schutz gegen Feinde darstellt, ist nicht ohne Bedeutung bei Austrocknungsgefahr, da dann der Rückenpanzer die Außenfläche der Kugel bildet, während die zarte Bauchseite ganz in deren Innern eingeschlossen ist.

Auf eine andere Weise haben es gewisse höhere Crustaceen fertiggebracht, zu Landbewohnern zu werden. Es sind dies ganz nahe Verwandte unseres Flußkrebses, welche in Nord- und Südamerika, in Australien und Neuseeland direkt im Boden unter der Erde leben. Das Wasser, das sie zum Leben brauchen, verschaffen sie sich selbst, indem sie unter dem Boden ein System von Kanälen graben, welches mit Kammern in Verbindung steht; die letzteren liegen unter dem Grundwasserspiegel. Speziell bei der nordamerikanischen Gattung Cambarus hat man ihre Bautätigkeit genauer studiert, man hat festgestellt, daß sie oft über dem Ausgang ihrer Höhlen kleine Türmchen aus Lehm errichten, welche wie Kamine sich über den Erdboden erheben (Abb. 654). In den spanisch sprechenden Gegenden werden die letzteren als Adobe-Türmchen bezeichnet. Gattungen, welche ähnlich leben, sind Parastacus in Chile, Engaeus und Cheraps in Australien.

Schleimabsonderung und wohl auch eine besondere Beschaffenheit der Haut sind es, welche den Landplanarien, den Landnemertinen und Landblutegeln den Aufenthalt im Trocknen gestatten. Sie alle sind aber Tiere, welche an verborgenen Orten, geschützt vor direktem Sonnenschein, vorkommen. Nur wo hohe Lufttemperaturen eine weitgehende Wasserdampfsättigung der Luft gestatten, also fast nur in den Tropen, sind solche Formen existenzfähig. Aber auch da leben die Landplanarien nur unter Baumrinden, Holzstücken und Steinen, die Landblutegel in feuchtem Unterholz und Buschwerk.

Ebenso sind auch die Schnecken sehr von der Luftfeuchtigkeit abhängig; allerdings können sie in exponierteren Gebieten vorkommen, da ihre Schalen und besondere weitere Einrichtungen ihnen einen vielfach sehr wirkungsvollen Schutz gegen Austrocknung geben. Auch bei ihnen spielt Schleimabsonderung eine große Rolle. Es scheint, daß die Schnecken, welche an trockene Gebiete angepaßt sind, eine drüsenreichere Haut haben als die Schnecken feuchter Regionen. Vielleicht sind auch die Produkte der Hautdrüsen von besonderer Beschaffenheit und helfen in ausgiebiger Weise die Verdunstung der Körperflüssigkeit zu verhüten. Vielfach ist bei Schnecken, die durch Austrocknung besonders gefährdet sein könnten, so bei Nacktschnecken, die Haut von besonderer Dicke und Festigkeit. Nacktschnecken kommen

naturgemäß nur an relativ feuchten Örtlichkeiten vor, also in Wäldern, feuchten Niederungen usw. Sie vertragen immerhin einen gewissen Grad von Trockenheit des Klimas, da sie mit Instinkten begabt sind, die sie veranlassen, bei drohender Austrocknung an verborgene Orte sich zurückzuziehen, wo sie auf ein längeres Andauern der Feuchtigkeit rechnen können. So findet man denn Nacktschnecken vor allen Dingen dann in großen Mengen frei umherkriechend, wenn reichliche Regenfälle niedergegangen sind. Die Gehäuseschnecken können viel bedeutendere Trockenheitsgrade aushalten. Wir finden nicht nur in unserer Heimat Formen unter ihnen, welche direkt trockene Stellen zu ihrem richtigen Gedeihen brauchen, sondern in den Mittelmeerländern, ja in den trockenen Steppengebieten und in den Wüsten aller Erdteile bilden Schnecken einen charakteristischen Bestandteil der Fauna. Diese sogenannten xerophilen Schnecken sind meist durch sehr dickwandige Gehäuse ausgezeichnet, die offenbar die Verdunstung vollkommen verhindern, wenn noch dazu der vordere Eingang in die Schale hermetisch verschlossen wird. Unsere Landschnecken haben fast alle die Fähigkeit, sich mit dem ganzen Körper in ihre Schale zurückzuziehen, dieselbe mit einem Teil ihres Fußes zu verschließen, an dessen Oberfläche sie ein kalkhaltiges Sekret absondern. Dieses bildet einen festen undurchlässigen Verschluß, das sogenannte Epiphragma. Ein solches kommt schon bei unsern gewöhnlichen Weinbergschnecken vor, welche es zum Schutz während der Winterruhe abscheiden. Derlei Bildungen spielen nun eine große Rolle bei den Wüstenschnecken. In allen jenen Wüstengebieten, welche nicht absolut vegetationslos sind, in denen vielmehr die speziell angepaßten Wüstenpflanzen wachsen, finden wir an letzteren oft in großen Mengen die charakteristischen Wüstenschnecken mit ihren meist blendendweißen Gehäusen. Während des Sommers sind die Gehäuse alle fest verschlossen. Die ersten Regengüsse führen aber zur Lösung des Deckels, worauf die Tiere alsbald an den Pflanzen zu fressen beginnen. Steigt während des Tages die Sonne und damit die Temperatur, so ziehen sich die Schnecken unter Steine und in die Erde zurück. Sie kommen hauptsächlich nachts, vor allem bei Taufall wieder hervor. Man erstaunt oft, welche Fülle von Arten dieser scheinbar so sehr durch die Trockenheit gefährdeten Weichtiere in den Wüstengebieten zu existieren vermag. Ja, manche der Wüstenschnecken sind sogar sehr auffallende und große Arten, wie z. B. die in der lybischen Wüste gefundene Zonites zitteli Bttgr., welche durch eine enorm dicke und harte Schale ausgezeichnet ist.

Es gibt sogar Fische, welche das Wasser verlassen und das Medium der Luft auf lange Zeit aufsuchen. Solche Fische sind z. B. die wegen ihrer eigentümlichen akzessorischen Atemorgane schon im ersten Bande besprochenen Labyrinthfische, Anabas scandens und andere Arten. Die Arten der Gattung Periophthalmus gehen sogar auf dem Lande ihrer Beute nach, die in vielen Gegenden der Erde aus den Schnecken der Gattung Onchidium besteht, einer marinen Nacktschneckengattung, welche ebenfalls im Strandgebiet aufs Land geht. Alle diese Fischarten sind ähnlich wie die früher besprochenen niederen Tiere durch die Beschaffenheit ihrer Haut und deren reichliche Schleimabsonderung zu ihrer besonderen Lebensweise befähigt. Sie alle aber können sich nicht weit von ihrem Element entfernen und müssen immer nach einiger Zeit in dasselbe zurückkehren.

Aber es sind nicht nur diejenigen Wassertiere von der Austrocknung bedroht, welche sich sozusagen als Vorposten aufs Land begeben haben, sondern die gleiche Gefahr droht auch vielen echten Wassertieren. Es gibt ja deren viele, welche an das Leben in kleinen und kleinsten Wasseransammlungen angepaßt sind. Wo ein kleiner Teich oder Tümpel sich bildet, ja, wo nur in einer natürlichen Vertiefung in Felsen oder Erde, wo in den Vasen eines Bauwerks, in den Dachrinnen, in weggeworfenen Konservenbüchsen, in leeren Schnecken-

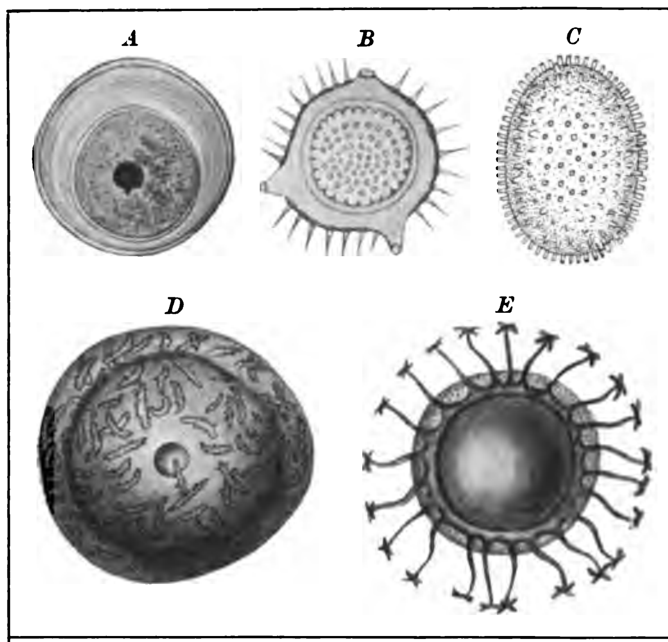


Abb. 655. Dauerstadien von Süßwassertieren.
A Cyste des Infusors Colpoda cucullus, nach Doflein; *B* Cyste des Rhizopoden Microcometes, in der eigenen Schale eingeschlossen, nach Lauterborn; *C* Ei des Rädertiers Polyarthra platyptera, nach Lauterborn; *D* Gemmula eines Süßwasserschwamms (Spongilla lacustris), nach Brauers Süßwasserfauna; *E* Statoblast des Moostierchens Cristatella mucedo, nach Kraepelin. *A—C* stark vergr. ca. 150 mal, *D* und *E* Vergr. ca. 50 mal.

schalen, in der Schädelkapsel eines toten Tieres etwas Wasser sich ansammelt, da können wir mit Sicherheit nach einiger Zeit das Auftreten einer ganz bestimmten Tier- und Pflanzenwelt erwarten. Mögen diese kleinen Wasseransammlungen auch schon nach kurzer Zeit verdunsten, sie haben sich in der Zwischenzeit als Lebensspender erwiesen. Alle möglichen Tierarten, vor allem mikroskopisch kleine Formen treten in ihnen auf, und je nach der Größe der Wasseransammlung können wir auf eine verschieden zusammengesetzte und verschieden formenreiche Fauna rechnen, welche hauptsächlich aus Protozoen, kleinen Krebstieren, Rädertieren, Bärentierchen, einigen Würmern und Insektenlarven bestehen kann. Alle diese Formen, die wir da vorfinden, unterscheiden sich sehr wesentlich von denjenigen ihrer Verwandten, welche das Meer oder die großen Seen bewohnen. Während die letzteren Schutzeinrichtungen gegen Austrocknung vollkommen entbehren können und tatsächlich auch nicht besitzen, weisen die Tümpelbewohner eine Reihe recht eigenartiger Anpassungen an die besonderen, sie bedrohenden Gefahren auf.

Zunächst ist die Entwicklungsdauer und die Fortpflanzungsreife der einzelnen Arten auf so kurze Fristen eingerichtet, daß selbst die Existenz eines Tümpels während weniger Tage genügt, um in ihm eine oder mehrere Generationen bestimmter Tierarten zur Entwicklung gelangen zu lassen. Viele Tümpeltiere geraten mit dem Wind in einem gegen Austrocknung widerstandsfähigen Dauerzustand an den Ort, an welchem der Tümpel sich bildet. Andere bleiben an den Füßen von Wassertieren, so besonders von Wasservögeln und Wasserkäfern, hängen und werden von diesen bei ihren Reisen verschleppt. In jedem Fall müssen sie einen längeren Aufenthalt in trockner Luft riskieren. Diesen können sie nur in einem Dauerzustand überstehen.

Bei den verschiedenen Tiergruppen finden wir verschiedene Typen solcher Dauerzustände. In diese können entweder die ganzen Tiere eingeschlossen sein oder nur gewisse für die Erhaltung der Art genügende Teile des Tierkörpers, oder schließlich es können die Eier als Dauereier ausgebildet sein. Im ersteren Fall sprechen wir von Cystenbildung. Eine Cyste besteht aus einer oder mehreren Hüllen, welche von dem schutzbedürftigen Tier an der Oberfläche seines Körpers abgeschieden werden und in ihrer Gesamtheit einen Schutz gegen Austrocknung darstellen. Dieser Schutz würde aber stets unzureichend sein, wenn der Körper des eingeschlossenen Tieres groß und wasserreich bliebe. So sehen wir denn als

wichtigsten Vorgang der Cystenbildung das Tier einen großen Teil des in seinem Körper enthaltenen Wassers ausstoßen. Ein Protozoon z. B., welches sich zur Encystierung anschickt, pflegt sich abzukugeln und mit seiner kontraktilen Vakuole große Mengen von Wasser aus seinem Protoplasma herauszupumpen. Es verringert auch noch weiterhin das Volumen seines Körpers durch Entleerung etwa noch im Plasma vorhandener Nahrungsbrocken und von Stoffwechselprodukten. Der Protoplasmakörper, welcher die Cystenhülle um sich ausscheidet, ist also in der Regel kugelförmig oder nähert sich doch der Gestalt einer Kugel sehr und ist an Masse und Durchmesser erheblich gegen den früheren Zustand reduziert. Solche Cystenbildungen finden wir bei den Rhizopoden des Süßwassers, bei den Flagellaten und den Wimperinfusorien. Die Protozoencysten sehen sich untereinander ganz außerordentlich ähnlich, mögen sie nun in sich den Körper einer einfachen Amöbe, eines primitiven Flagellaten oder eines kompliziert gebauten Infusors einschließen. Denn bei der Encystierung werden die wichtigsten Organe des Zellkörpers eingeschmolzen, das Körperplasma kehrt auf einen primitiven, man möchte sagen, embryonalen Zustand zurück, aus welchem es beim Ausschlüpfen aus der Cyste wieder ein vollkommenes Tier hervorgehen läßt. Oft können wir nur noch an den Kernen feststellen, was für ein Protozoon in der Cyste steckt. Die Cystenhüllen werden an der Außenfläche des Ektoplasmas ausgeschieden, während noch Wasser und sonstige Stoffe aus dem Körper ausgepumpt werden. Dann sieht man die zunächst weiche Cystenhülle sich oft noch abheben, später wird sie hart und trocken; in manchen Fällen werden mehrere konzentrische Hüllen von dem allmählich an Volumen abnehmenden Plasmaleib abgeschieden (Abb. 655 A und B).

Auch vielzellige Tümpeltiere scheiden zuzeiten um ihren Körper solche Cystenhüllen aus. Meist besteht die Cyste aus einer Haut des Tieres. Das ist z. B. der Fall bei den Bärentierchen und bei Nematoden. Wir haben für die letzteren früher schon, soweit es sich um erdbewohnende Fäulnisnematoden handelte, die Art und Weise beschrieben, in der sie eine Larvenhaut als Cystenhülle benützen (S. 257). In ganz ähnlicher Weise bildet unter den Bärentierchen z. B. Macrobiotus eine Cyste, indem er sich innerhalb seiner abgeworfenen Haut unter Wasserverlust auf ein geringeres Volumen zusammenzieht; ebenso wie bei den Nematoden bleibt in einer solchen Cyste die ganze histologische Differenzierung des Tierkörpers vollkommen erhalten, wie das neuerdings wieder durch W. v. Wenck nachgewiesen worden ist. Sehr bemerkenswert sind die von Eugen Wolff studierten Dauerzustände von Kopepoden. Diese Krebschen können in allen Stadien von der eben ausgeschlüpften Larve bis zum geschlechtsreifen Tier in Dauerzustand übergehen. Es sind speziell Angehörige der Familien der Cyclopiden und Harpacticiden, welche beide sich von den Centropagiden dadurch unterscheiden, daß sie in der Haut zahlreiche nach außen mündende einzellige Drüsen besitzen. Diese produzieren nach der Annahme von Wolf ein körniges Sekret, mit dem nicht nur der Körper der Tiere, sondern auch dessen Eierpakete überzogen werden können. Auf diese Weise wird eine Art von Cystenhülle hergestellt, welche den eingetrockneten Individuen ein opakes Aussehen verleiht. Werden solche Exemplare ins Wasser gebracht, so schwindet allmählich die Hülle, und es kommt ein auffallend durchsichtiges Kopepod mit leerem Darm aus ihr hervor. Lauterborn und Wolf haben sogar bei Canthocamptus microstaphylinus eine regelrechte kugelige Cystenbildung beobachtet (Abb. 657). Diese Cyste ist allerdings nicht ein Schutz gegen Austrocknung; encystierte Individuen wurden vielmehr am Boden des Untersees während der wärmeren Jahreszeit gefunden. Canthocamptus microstaphylinus ist eine kälteliebende Form, die sich während der Sommers in den Schlamm zurückzieht. Auch bei dieser Form wurden die erwähnten Drüsen am ganzen Körper und nament-

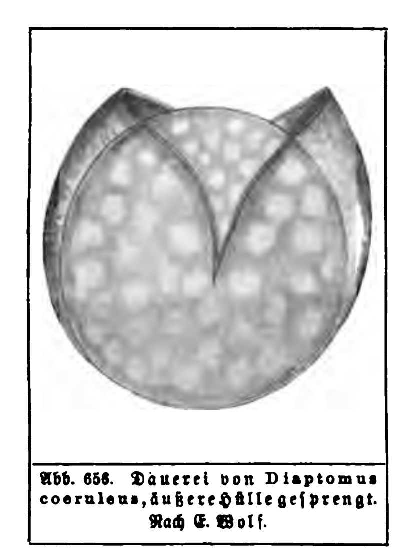


Abb. 656. Dauerei von Diaptomus coeruleus, äußere Hülle gesprengt. Nach E. Wolf.

lich an den Füßen festgestellt. Auch bei amerikanischen Formen sind solche Sommercysten beobachtet worden, so bei Canthocamptus bicuspidatus Claus, nach Birge und Juday. Es ist wohl zu vermuten, daß sie noch bei mehr Formen vorkommen und eventuell auch bei solchen, welche Austrocknungsperioden zu überstehen haben.

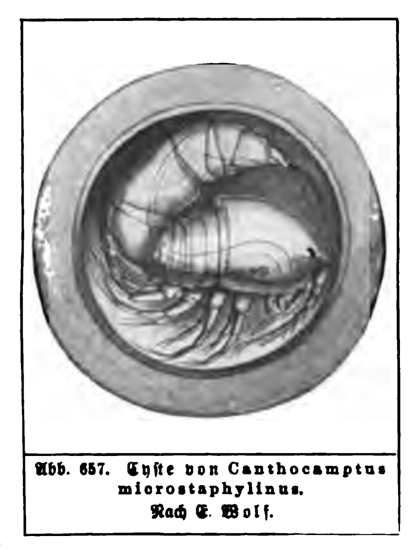


Abb. 657. Cyste von Canthocamptus microstaphylinus. Nach E. Wolf.

Encystierung ist auch bei Anneliden des Süßwassers bekannt, z. B. bei Aeolosoma. Ganz neuerdings hat Mrazek gezeigt, daß ein solcher Borstenwurm des Süßwassers, Claparedeilla, der ebenfalls die Fähigkeit besitzt, seinen ganzen Körper in einer aus Hautdrüsen sezernierten Schleimcyste einzuschließen und so vor Austrocknung zu schützen, in der Cyste auch vegetative Teilungen durchmacht. Solche Schleimcysten bildet nach Rimsky-Korsakow auch die Süßwassernemertine Stichostemma graecense.

Viele Tümpeltiere überstehen ihr Leben gefährdende Zeiten, indem Bestandteile ihres Körpers in feste Hüllen eingeschlossen werden. So enthalten die Gemmulae der Süßwasserschwämme eine größere Anzahl von Zellen in einer dichten Hülle eingeschlossen, welche durch Kieselkörper von oft eigenartiger Form verfestigt sein kann (Abb. 655 D). Letztere können auch für die Verbreitung der Gemmulae von Bedeutung sein. Ganz entsprechend ist in vielen Fällen die Ausbildung der äußeren Hülle bei den Dauerzuständen der Moostierchen zu beurteilen. Auch diese, die sogenannten Statoblasten, enthalten einen vielzelligen Dauerkeim, der ebenso wie bei den Gemmulae der Spongien unter günstigen Verhältnissen aus der platzenden Hülle hervorwächst und einem neuen vollständigen Organismus den Ursprung gibt. Die Schalen der Statoblasten bestehen oft aus einer feinen schaumigen Substanz, welche nach erfolgter Austrocknung lufthaltig wird. So dient sie dem Keim als Schwimmvorrichtung, die es ermöglicht, daß Strömungen ihn oft weithin verschleppen. Sie kann aber bei vollständiger Austrocknung auch dem Wind die nötige Angriffsfläche bieten, um mit dem Staub die Statoblasten über große Gebiete zu verwehen. Andere Statoblasten tragen auf ihrer Hülle lange stachelförmige Fortsätze, welche leicht an der Oberfläche von Wasservögeln, Wasserkäfern und anderen größeren Tieren haften bleiben und so eine passive Verschleppung dieser Bewohner austrocknender Wasseransammlungen begünstigen (Abb. 655 E).

Derartige Einrichtungen finden wir auch an den Dauereiern, welche als weiterer Typus von Dauerzuständen bei Tümpelbewohnern besonders häufig vorkommen. Wir finden Dauereier mit festen Hüllen schon bei den niedersten vielzelligen Tieren unseres Süßwassers, beim Süßwasserpolypen (Hydra). Eine regelmäßige Erscheinung sind sie bei den Rädertierchen, bei denen sie auch vielfach eine stachlige Hülle entwickeln (Abb. 655 C). Auch bei Würmern kommen sie vor, speziell bei Nematoden. Besonders vielseitig ist ihre Entwicklung jedoch

bei den Krebstieren, und zwar unter diesen speziell bei den tümpelbewohnenden Entomostraken. Schon Haecker hat nachgewiesen, daß bei dem Kopepoden Diaptomus denticornis am Ende der Fortpflanzungsperiode Dauereier auftreten, welche eine doppelte Chitinkapsel besitzen und in ihrem Innern bei Beginn der Ruheperiode bereits einen vielzelligen Keim enthalten. Solche Dauereier hat dann Wolf auch bei D. coeruleus Fischer (Abb. 656) und D. castor Jurine gefunden. Bei diesen Formen waren in den Eiern schon vollständig ausgebildete Nauplien enthalten. Speziell bei D. coeruleus ist eine doppelte Hülle vorhanden. Die Eier dieser Art finden sich stets einzeln, während bei D. castor die selbst mit einer dicken Hülle umgebenen Eier in einem sehr dickwandigen Eiersack eingeschlossen sind. Während bei manchen der Arten, so z. B. bei D. castor, solche Dauerstadien bei jeder Generation und zu jeder Zeit auftreten können, bildet sie D. denticornis nur gegen Schluß seiner Fortpflanzungszeit, D. coeruleus nur dann, wenn ihm Austrocknung droht. Am besten erforscht ist die Bildung von Dauereiern bei den Cladoceren. Bekanntlich entstehen bei diesen durch Verschmelzung mehrerer Eianlagen die großen Dauereier in dem sogenannten Ephippium. Das letztere, aus Teilen der Schale des Muttertieres und Eihüllbildungen bestehend, stellt ähnlich wie die vorhin besprochenen Statoblasten der Moostierchen einen Schwimmgürtel und eine die Verbreitung durch den Wind ermöglichende Vorrichtung dar. Es ist sehr bemerkenswert, daß die Bildung von Dauereiern besonders bei tümpelbewohnenden Cladoceren verbreitet ist, während sie bei den Bewohnern sehr großer Süßwasseransammlungen und des Meeres fehlen kann. Starke und kräftige Hüllen der Dauereier zeigen vor allem die Branchiopoden, wie Apus, Branchipus und Artemia.

Gerade die letzteren Gattungen haben zu den meisten Experimenten über die Eintrocknungsfähigkeit von Tümpeltieren Anlaß gegeben. Es ist bekannt, daß Schlamm aus eingetrockneten Tümpeln in trockenem Zustand oft jahrelang, 7—10 Jahre lang aufgehoben werden kann und dann doch beim Übergießen mit Wasser neues Leben aus sich erstehen läßt. Dann kriechen aus all den Cysten, Dauereiern und anderen Dauerzuständen Tiere hervor, welche bei so gut wie vollständigem Wassermangel Jahre hindurch in todähnlicher Ruhe verbracht haben. Ja, es gibt einige Formen, so z. B. Branchipus-Arten, bei denen das Eintrocknen eine Bedingung für die Entwicklungsfähigkeit der Eier zu sein scheint. Sehr bekannt geworden sind die Resultate Ehrenbergs, welcher Schlamm aus allen Teilen der Erde, aus den Wüsten und Hochgebirgen, aus den Polargegenden und den Tropenwäldern teils nach Europa mitbrachte, teils sich schicken ließ, und aus ihm die merkwürdigsten, zum Teil damals noch unbekannten Tierformen zog. Auch heute noch werden solche Experimente gemacht, und jederzeit können wir auf diese Weise aus fremden Ländern eigenartige oder sogar noch unbekannte Tierformen bei uns importieren und in lebendem Zustand im Laboratorium beobachten.

Diese merkwürdige Austrocknungsfähigkeit vieler Süßwassertiere mußte natürlich, ehe sie genauer erforscht war, zu vielen seltsamen Auffassungen Anlaß geben. Manche der ursprünglichen Ideen über Urzeugung konnten nur entstehen, da man nicht ahnte, daß ein absolut trockener Staub lebensfähige Keime mannigfacher Tierarten enthalten kann. Sind solche Keime vollständig ausgetrocknet, dann ist ihr Gewicht so gering, daß selbst die geringsten Luftbewegungen sie emporwirbeln und davontragen können. Auf diese Weise fallen sie von oben herab in jede Wasseransammlung, in jedes nicht zugedeckte, Wasser enthaltende Gefäß; sie legen sich mit dem Staub auf alle Gegenstände, und so kann an jedem Ort und zu jeder Zeit ein vielfältiges Leben im Wassertropfen sich entwickeln. Es war der große französische Forscher Pasteur, welcher zuerst nachwies, daß es bei besonderen Vorsichtsmaß-

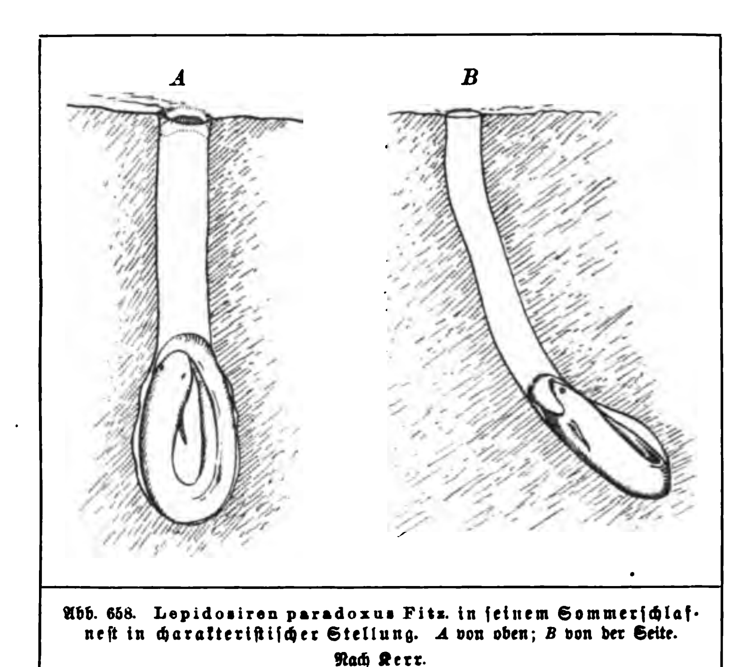


Abb. 658. Lepidosiren paradoxus Fitz. in seinem Sommerschlafnest in charakteristischer Stellung. *A* von oben; *B* von der Seite. Nach Kerr.

regeln gelingt, Wasser und sogar Flüssigkeiten, welche sehr reich an für Tiere, Pflanzen und Bakterien geeigneten Nährstoffen sind, keimfrei oder wie man sich heute meistens ausdrückt, steril zu erhalten. Er zeigte, daß dies gelingt, wenn man die Luft zu solchen Flüssigkeiten nur durch nach unten umgebogene Röhren zutreten oder sie durch einen Wattebausch passieren läßt. Beide Methoden verhindern Keime, mit dem Staub in die Flüssigkeit zu fallen, so daß sich in der letzteren überhaupt kein Leben entwickeln kann.

Die Forschung der neueren Zeit hat gezeigt, daß die Verbreitungsfähigkeit der Tümpeltiere in ihren Dauerzuständen eine wichtige Folge für ihre geographische Verbreitung auf der Erdoberfläche hat. Da sie mit dem Wind oder durch Wasservögel und Käfer passiv transportiert, leicht von einem See, von einem Tümpel, kurz von einem Land zum andern gelangen können, so finden wir viele Arten solcher Tümpelbewohner weltweit verbreitet. Sie kommen in allen Ländern der Erde vor, allerdings vielfach vermischt mit Formen, die zu längeren Reisen ungeeignet sind und somit jeweils ein charakteristisches Lokalkolorit in die Tümpelfauna bringen können.

Es sei an dieser Stelle auch auf eine eigenartige Vorstellung hingewiesen, die auf Grund der langen Lebensdauer mancher solcher Dauerstadien über die Besiedelung der Erde mit Lebewesen ausgesprochen worden ist. Da solche Dauerformen vielfach imstande sind, sehr bedeutende Kältegrade zu ertragen, so haben einzelne Forscher sich gedacht, daß sie eventuell die Kälte des Weltraums auszuhalten imstande seien. So dachten sie an einen ewigen Kreislauf des Lebens, das in Dauerstadien niederer Formen von einem Stern auf den andern des Weltalls verschleppt würde, um jeweils unter günstigen Bedingungen zu höheren Formen sich weiterzuentwickeln. Eine solche Annahme ist nicht wahrscheinlich, da die auf die Erde gelangenden Meteore, die etwa als Transportmittel dienen könnten, meist in Gluthitze, welche alles Leben zerstört, bei uns anlangen. Es ist auch nicht sehr wahrscheinlich, daß Dauerstadien mit feinstem Staub von einem Weltkörper zum andern gelangen können. Jedenfalls müssen wir sagen, daß eine derartige Hypothese für das Verständnis der Entstehung des Lebens überhaupt keine Aufklärung bringt.

Auch einige hochstehende zu den Wirbeltieren gehörige Wassertiere haben die Möglichkeit, in einer Art von Dauerzustand Trockenzeiten zu überstehen. Es sind das Fische, von denen in den tropischen Gegenden der Erde einige Formen die Fähigkeit besitzen, sich in Kapseln einzuschließen. So bildet der afrikanische Lungenfisch Protopterus und in ähnlicher Weise sein südamerikanischer Verwandter Lepidosiren (Abb. 658) während der Trockenheit aus Schlamm

innen mit Schleim ausgekleidete Kapseln, in denen man Exemplare von Protopterus selbst bis nach Europa verschicken kann; wenn man dann die Lehmkapseln auflöst, so erwachen die eingeschlossenen Fische zu neuem Leben. Auch von echten Knochenfischen der Tropen sind solche Fähigkeiten bekannt. So vermag der schon als Landbesteiger früher erwähnte Anabas scandens Cuv. u. Val. sich im Schlamm einzugraben und so Trockenzeiten zu überstehen. Neuerdings sind einige sehr merkwürdige Beobachtungen an einheimischen Fischen gemacht worden, welche darauf hinweisen, daß die Fähigkeit der Eintrocknung bei diesen Tieren eine größere Verbreitung besitzt. In dem sehr trockenen Sommer 1911 hat Buchanan, der Chemiker der Challenger-Expedition, ein vortrefflicher Naturbeobachter, festgestellt, daß in dem Schloß des Fürsten von Monaco, Marchet in der Champagne, bei den ersten Regengüssen des Herbstes in den neu sich füllenden Gräben Fische verschiedener Arten plötzlich auftauchten. Es waren dies Barsche, Schleien und Karpfen, und zwar Tiere von ziemlich beträchtlicher Größe. Die Gräben waren vorher vollkommen trocken gewesen; es können also die Fische nur in einem Starrezustand in dem vielleicht noch eine gewisse Feuchtigkeit enthaltenden Schlamm gelegen haben. In dem gleichen Sommer hat ein Schüler des Münchener Zoologischen Instituts, Dr. Witold von Staniewicz, auf seinem Gut Lielonpol in Litauen im Gouvernement Wilnow zugesehen, daß der Schlamm eines ausgetrockneten Teiches zu landwirschaftlichen Arbeiten ausgeschöpft wurde. In diesem Schlamm lagen eine große Anzahl vollkommen erstarrter Barsche. Er ließ einzelne derselben in Eimer mit Wasser bringen, wo sie nach einiger Zeit beweglich wurden und lebhaft herumschwammen. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß hier vielleicht eine weiter verbreitete Eigenschaft der Fische vorliegt. Vielleicht erweist sich auch für gewisse in der afrikanischen Wüste gemachte Beobachtungen eine andere Deutung als die bisher übliche anwendbar. Man hat oft bei der Bildung von Tümpeln in der Wüste Auftreten des kleinen Fisches Lebias calaritanus festgestellt. Bisher nahm man immer an, daß er aus unterirdischen Wasseradern stamme, wie man ihn denn auch in artesischen Brunnen fand. Möglicherweise handelt es sich aber auch in einzelnen der Fälle um aus dem Sommerschlaf geweckte Fische. Auch Frösche, Kröten, ja selbst Schildkröten, vor allem Sumpfschildkröten und Krokodile vermögen, in Schlamm eingebacken, eine solche Trockenstarre durchzumachen. Für die amerikanischen Krokodile hat dies schon Humboldt angegeben, für die afrikanischen liegen verschiedene sichere Beobachtungen vor, die neuerdings von Emin Pascha und Stuhlmann wieder bestätigt worden sind. Selbst Schlangen und Eidechsen verbringen nach Werner z. B. im Sudan die trockenste Zeit in der Erde oder im Schlamm der Flußufer in Trockenstarre.

Noch viel ausgiebiger als die früher besprochenen, aufs Land gehenden Wassertiere müssen die echten Landtiere gegen Austrocknung geschützt sein. Viele von ihnen sind nicht nur Lufttiere, sondern sogar Trockenlufttiere. Nicht wenige Arten sind so sehr an den Aufenthalt in einer an Wasserdampf sehr armen Atmosphäre gewöhnt, daß sie in feuchter Luft zugrunde gehen. Typische Trockenlufttiere sind viele Insekten, unter den Wirbeltieren vor allem die Reptilien, aber auch eine ganze Anzahl von Vögeln und Säugetieren. Sie alle gehören zu Tiergruppen, bei denen von vornherein die Atemorgane tief im Innern des Körpers liegen und daher vor Austrocknungsgefahr ziemlich wohl geschützt sind. Bei den Wirbeltieren speziell führt aber der Zugang zur Lunge durch einen längeren Kanal, welcher mit Schleimhaut ausgekleidet ist. Deren feuchte Oberfläche, benetzt durch den Schleim der Nasenhöhle, des Rachens und der Luftröhre, eventuell auch durch den Speichel des Mundes dient vor allem dazu, die in der trockenen Luft enthaltenen Staub-

partikel abzufangen und auf diese Weise die zarte Lungenoberfläche zu schützen. Am charakteristischsten tritt uns aber der Unterschied zwischen Feuchtlufttieren und Trockenlufttieren in der Ausbildung der Haut entgegen. Diejenige Wirbeltiergruppe, welche die meisten Vertreter in trockenen Steppen- und Wüstengegenden besitzt, ist die Klasse der Reptilien. Sie waren in der Erdgeschichte die ersten Wirbeltiere, welche das Land eroberten. Bei ihnen ist die Frage des Schutzes gegen Austrocknung in der einfachsten Weise gelöst. Ihr Körper ist von einer Hornschicht überzogen, welche der Verdunstung Schranken setzt. Wenn man die große Zahl der Wüstenreptilien mit den wenigen Frosch- und Krötenarten vergleicht, die sich in trockene Gebiete wagen, so versteht man die Bedeutung der verschiedenen Ausbildung der Haut bei den beiden Klassen. Während die Wüstenreptilien zu den wenigen Tierarten gehören, welche im Wüstengebiet selbst die furchtbare Hitze des Mittags nicht scheuen, führen die Amphibien in Wüstengegenden ein ähnlich verborgenes Leben, wie wir es früher für die Wüstenschnecken geschildert haben. Sie können nur da existieren, wo wenigstens periodisch Regen fällt. In einigen Gegenden ist konstatiert worden, daß ihre Trockenstarre mindestens 5—6 Monate dauert. Wenn genug Feuchtigkeit vorhanden ist, so kommen sie hauptsächlich zur Nachtzeit, in den frühen Morgen- und letzten Abendstunden zum Vorschein. Wenn der Regen Tümpel veranlaßt hat, so leben sie an und in diesen, und wenn die Tümpel austrocknen, so verfallen sie in dem erstarrenden Schlamm in einen Zustand der Bewegungslosigkeit, den man oft als Sommerschlaf bezeichnet findet. Diese Erscheinung kann man besonders in solchen Gegenden beobachten, in denen nicht ein reines Wüstenklima herrscht, sondern in denen nur ein außerordentlich dürrer Sommer das ganze Pflanzen- und Tierleben vorübergehend zurückdrängt. Aus solchen Gegenden vornehmlich stammen die Sagen vom Froschregen, welche dadurch zu erklären sind, daß bei den Regengüssen der beginnenden feuchten Jahreszeit die erstarrten Amphibien zu neuem Leben erwachen und plötzlich in Mengen den aufgeweichten Schlamm bedecken, als seien sie mit dem Regen vom Himmel gefallen. Wie die Schnecken, so sind auch die Amphibien als Feuchtlufttiere in der größten Artenzahl in den feuchten Wäldern der Tropen vertreten, in denen sie vielfach einen weiteren Schritt in der Anpassung an das Landleben durchführen, als sie ihn jemals in trockenen Gebieten durchführen könnten. Wir haben in dem Kapitel über Brutpflege gehört, daß viele Frösche der Tropen in der feuchten Atmosphäre der Urwälder sich selbst für die Entwicklung ihrer Nachkommenschaft vom Wasser unabhängig zu machen vermögen. Auch solche Formen sehen wir vielfach mit Hilfe von Schleimproduktion den Gefahren der Austrocknung begegnen. Hensel hat z. B. beschrieben, daß die Larven des Frosches Leptodactylus mystacinus von einer Schleimmasse umgeben sind, welche wie der aus Eiweiß geschlagene Schaum aussieht. Dieser Schleimschaum rührt zunächst von der Mutter her, ähnlich wie wir es bei anderen am Land brütenden Fröschen, z. B. Rhacophorus schlegeli, kennen gelernt haben. Aber bei dem brasilianischen Leptodactylus sind auch die Larven selbst imstande, durch weitere Produktion solchen Schleimschaums gesteigerter Gefahr der Austrocknung zu begegnen.

Ein komplizierterer Weg als bei den Reptilien und Vögeln wurde bei den Säugetieren eingeschlagen, um ihnen den Aufenthalt in Gebieten mit sehr trockener Luft zu ermöglichen. Die Vögel gleichen auch darin noch den Reptilien, daß ihre Haut drüsenlos ist; die Innervierung der Haut und deren Versorgung mit Blutgefäßen lassen vermuten, daß sie für Wasserdampf nicht übermäßig durchlässig ist. Bei den Säugetieren jedoch sorgt ein besonderes System von Hautdrüsen, nämlich das der Schweißdrüsen, für die Abgabe von Wasser aus dem Organismus. Tiere, welche sehr trockene Klimate bewohnen, müssen

eine ganz andere Ökonomie ihres Wasserhaushaltes haben als Tiere feuchter Gegenden. Ein Tier, aus einer feuchten Gegend in trockene Atmosphäre gebracht, verliert in kurzer Zeit einen großen Teil seines Körpergewichtes durch Abgabe von Schweiß und durch die Verdunstung desselben an seiner Oberfläche. Auf die Bedeutung, welche diese Erscheinung für die Regulierung der Körpertemperatur besitzt, wird später zurückzukommen sein. Nicht alle Säugetiere schwitzen, und diejenigen, welche es tun, zeigen oft eine Lokalisation der Schweißdrüsen an bestimmten Stellen des Körpers. Schweißdrüsen fehlen vollkommen bei den wasserbewohnenden Sirenen und Walen; ferner bei einigen Zahnarmen: Choloepus und Manis und bei dem Insektenfresser Chrysochloris. Bei vielen Nagern, aber auch bei Raubtieren sind die Schweißdrüsen nur auf den Sohlenballen vorhanden, fehlen aber am übrigen Körper. Eine Katze z. B. schwitzt nur an den Zehenballen. Beim Kaninchen sind Schweißdrüsen fast nur an den Lippen vorhanden. Auch Rinder schwitzen nur am Maul (Flötzdrüsen) und Schweine nur auf der Rüsselscheibe. Ziegen, Ratten und Mäuse schwitzen gar nicht. Hunde haben am ganzen Körper wohlentwickelte Schweißdrüsen, schwitzen aber dennoch normalerweise nur an den Fußsohlen. Bei Schafen ist der Schweiß sehr fetthaltig, so daß durch ihn das Fell stark eingefettet wird. Menschen, Affen und Pferde haben auch am ganzen Körper Schweißdrüsen, deren Effekt beim Pferd leicht zu beobachten ist. Der Schweiß besteht aus über 90% Wasser, dazu Kochsalz und anderen Salzen, Harnstoff und anderen organischen Substanzen. Auch durch die Atmung findet eine nicht unbeträchtliche Wasserabgabe statt.

Das durch Verdunstung, durch Schwitzen oder sonstwie abgegebene Wasser muß im Körper des Tieres durch Aufnahme neuen Wassers ersetzt werden, welches entweder durch Fressen saftiger Nahrung oder durch direktes Trinken gewonnen wird. Unter den landbewohnenden Tieren trinken die Insekten, Spinnen, manche Amphibien, alle Reptilien, Vögel und Säugetiere mit wenigen durch die Lebensweise bedingten Ausnahmen Wasser. Die meisten von ihnen sind auf das Trinken von Süßwasser angewiesen, doch können manche Arten recht erheblich salzhaltiges Wasser vertragen. Spinnentiere und Insekten lecken mit ihren Mundteilen Tau- und Regentropfen von Steinen und Pflanzen ab. Man kann dies bei Käfern, Ameisen, Bienen leicht beobachten. Insekten, welche von saftigen Pflanzenteilen leben, pflegen kein Wasser zu trinken. Bienen sieht man dagegen oft am Ufer von Bächen und Teichen, am liebsten an seichten Stellen Wasser schlürfen. Sie brauchen es, wie wir früher schon hörten, auch zum Flüssigmachen des Honigs. Unter den Wirbellosen sind die Landschnecken, unter ihnen besonders die Nacktschnecken, sehr auf Wasseraufnahme angewiesen. Sie nehmen solches nicht nur durch den Mund, sondern, wie aus den Untersuchungen von Künkel hervorgeht, auch durch die Haut auf. Nach langem Dursten können sie solche Mengen von Wasser einsaugen, daß sie ihr Volumen mehr als verdoppeln. Der sehr stark quellbare Schleim ihrer Hautdrüsen vermittelt diesen Prozeß, indem er die Flüssigkeit an das Bindegewebe weitergibt.

Die landbewohnenden Wirbeltiere nehmen Wasser hauptsächlich durch Verschlucken mit Hilfe des Mundes auf. Solche Formen, welche ihre Nahrung unter Wasser aufnehmen, sind befähigt, beim Schluckakt die Speiseröhre so zu verschließen, daß kaum Wasser in den Magen gelangt. Selbst bei Fischen finden wir vielfach einen fast trockenen Mageninhalt.

Bei Amphibien findet hauptsächlich Wasseraufnahme durch die Haut statt; von keiner Art ist bekannt, daß sie Wasser trinkt. Dagegen tun dies die landbewohnenden Reptilien. Nach den Erfahrungen der Terrarienbesitzer trinken alle Reptilien Wasser, mit Ausnahme

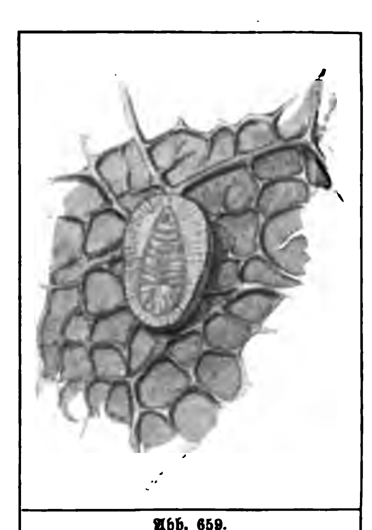


Abb. 659.
Puppe von Aleurodes sp., einer Mottenschildlaus, von der Unterseite eines Ahornblattes. Eingehüllt in ein feines Gehäuse aus Wachs, welches in der Mitte den Körper der Puppe wie im Abguß erkennen läßt. Vergr. 40 mal. Orig. nach der Natur.

der typischen Wüstenformen. Eidechsen und Schlangen lecken es mit ihrer Zunge auf.

Die Vögel sind ebenso wie die Reptilien nicht auf die Aufnahme von viel Wasser angewiesen, welches sie beim Fliegen allzu stark belasten würde. Diejenigen Formen, welche sich von saftreicher Nahrung ernähren, wie Fruchtfresser oder Raubvögel, trinken wenig oder gar nicht. Körnerfresser und Insektenfresser bedürfen mehr Wasser, ja kleine Insektenfresser sterben, wenn sie einen Tag dürsten müssen. Quellwasser, das Wasser der Flüsse, Teiche und Seen dient ihnen als Trunk, viele Landvögel begnügen sich mit Regen- oder Tautropfen und trinken nur morgens und abends. Seevögel trinken auch Meerwasser. Hühner und Gänse, auch Papageien und andere Vögel müssen den Kopf in die Höhe heben, um das Wasser die Speiseröhre hinablaufen zu lassen. Die meisten Vögel schlürfen oder saugen das Wasser mit tiefgesenktem Kopf und Vorderkörper ein.

Auch alle Säugetiere bedürfen zur normalen Regulierung ihres Stoffwechsels des Trinkwassers. Allerdings sind auch sie in verschiedenem Grad von ihm abhängig. Früchtefresser und solche Formen, die sich von saftigen Pflanzenteilen ernähren, bedürfen oft weniger des Wassers als insekten-, körner- und fleischfressende Tiere. Kleinere Formen, wie Mäuse und Spitzmäuse, können mit Tau- und Regentropfen auskommen, manche Nager, wie Kaninchen, Mäuse, kann man in der Gefangenschaft halten, ohne ihnen überhaupt Wasser zu geben. Raubtiere, Huftiere und Affen brauchen dagegen viel Wasser; um dieses zu erlangen, suchen sie Quellen und Tümpel, Bäche, Fluß- und Seeufer auf. Viele Formen scheuen auch vor dem stark salzhaltigen Wasser der Steppentümpel nicht zurück, so Kamele und viele afrikanische Antilopenarten. Eigenartig sind die Trinkbewegungen vieler Säugetiere: die Raubtiere löffeln das Wasser mit der Zunge auf, Huftiere schlürfen mit den Lippen, ebenso Affen. Unter den letzteren gibt es aber eine Anzahl von Arten, wie z. B. die Gibbons und andere Menschenaffen und die Spinnenaffen (Ateles paniscus), welche das Wasser mit der hohlen Hand schöpfen und zum Munde führen. Der Elefant hat in seinem Rüssel ein besonders geeignetes Hilfsmittel, um das Wasser zu seinem hoch über dem Erdboden befindlichen Mund heraufzuschaffen. Im oberen Teil des Nasenganges befindet sich eine ampullenförmige Erweiterung, in welche das erwachsene Tier Wasser saugt, um es dann durch die Nasenlöcher in den Mund zu spritzen. Der junge Elefant kann dies noch nicht und erwirbt erst allmählich die Fähigkeit dazu.



Abb. 660. Wachsbildung von Blattläusen auf einem Blatt. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Wie die Reptilien durch die dicke Hornschicht ihrer Haut so sind die Trockenlufttiere unter den Arthropoden durch die

Dicke ihres Chitinpanzers vor Austrocknung geschützt. Wüsteninsekten haben relativ dicke Chitinskelette, auch besitzen sie vielfach Lebensgewohnheiten oder eine Einteilung des Lebenszyklus, welche ihnen gestatten, die günstigen Momente in den Jahreszeiten der Wüste auszunützen. Manche Insekten besitzen aber noch besondere Schutzeinrichtungen gegen Austrocknung, welche uns zum Teil sehr an ähnliche Einrichtungen bei Pflanzen erinnern. Sowohl in trockenen Klimaten als auch während trockener Jahreszeiten unserer Breiten sehen wir viele Insekten durch Produktion von Wachs vor Vertrocknung geschützt. Vor allen Dingen Blattlausarten und Cikaden beschirmen in dieser Weise sich und vor allem ihre Eier, Larven- und Puppenstadien. Wir sehen nicht nur Blattläuse, wie die Blutläuse unserer Obstbäume, mit einem wahren Pelzmantel aus Wachsfädchen überzogen, der oft eine ganze Kolonie in einen weißen Ballen einschließt, wir sehen auch bei Formen wie Aleurodes die in ein Ruhestadium übergehenden Nymphen in eine Art Sarg eingeschlossen, der aus feinen Wachsstäbchen gebildet ist, welche die Larve selbst produziert hat (Abb. 659). Ein anderes recht wirksames Mittel gegen die austrocknende Wirkung der Frühlingswinde verwenden die sogenannten Schaumcikaden. Im Frühling kann man bei uns auf den Wiesen, an Weidenbüschen, besonders häufig aber an den Stengeln des Wiesenschaumkrautes weiße Schaumballen wahrnehmen, welche wie menschlicher Speichel aussehen, und welche im Volksmunde als Kuckucksspeichel bezeichnet werden. Diese Klümpchen hat aber weder ein Mensch noch ein Tier auf die Wiese gespuckt. Breiten wir die Flüssigkeit sorgfältig auseinander, so entdecken wir in ihrem Innern die zarthäutige Larve einer Cikade, welche ihren Rüssel in den Pflanzenstengel gesenkt hat und da saugt; es ist dies Aphrophora spumaria, die Schaumcikade. Sie produziert diesen Schaum aus Drüsen ihres Enddarmes und während sie frißt, bereitet sie immer neue Blasen des sie einhüllenden und wohl beschirmenden Sekretes.



Abb. 661. Aphrophora spumaria, Schaumcikade, zwei Tiere und zwei Schaumballen. Nat. Größe. Orig. nach dem Leben.

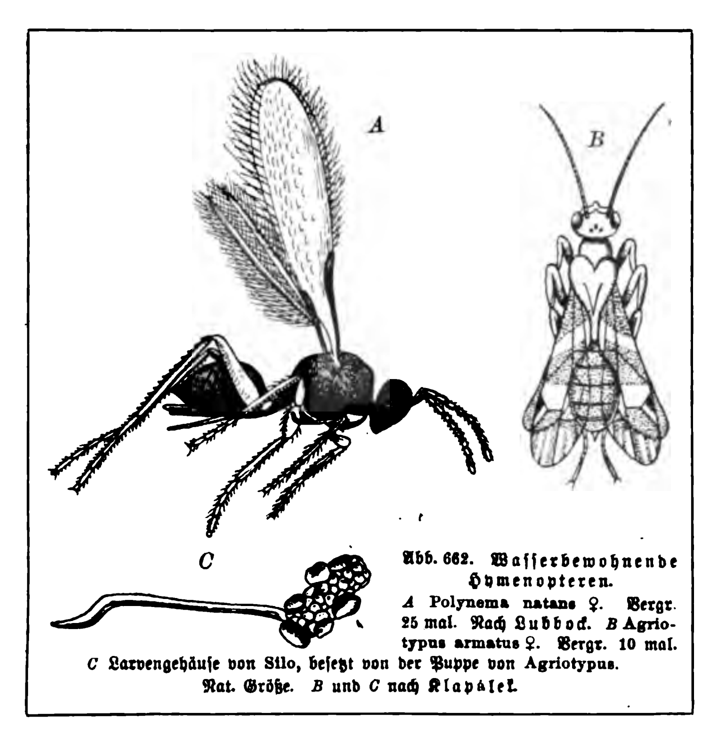


Abb. 662. Wasserbewohnende Hymenopteren.
A Polynema natans ♀. Vergr. 25 mal. Nach Lubbock. *B* Agriotypus armatus ♀. Vergr. 10 mal. *C* Larvengehäuse von Silo, besetzt von der Puppe von Agriotypus. Nat. Größe. *B* und *C* nach Klapálek.

Wie wir vorher schon von in das Luftreich sich wagenden einzelnen Vertretern aus typischen Wassertiergruppen gehört haben, so haben wir jetzt auch Lufttiere zu erwähnen, welche sekundär wieder ins Wasser gegangen sind. Ein ganz besonders interessantes Beispiel bieten uns gewisse Lungenschnecken. Wir haben früher von diesen gehört, daß sie, obwohl von Wassertieren abstammend, zu Lufttieren geworden sind, indem sie ihre Kiemenhöhle, d. h. deren Wand, in eigenartiger Weise als Atemorgan benützen. Diese sogenannte Lunge der Lungenschnecken dient in genau der üblichen Weise auch solchen Lungenschnecken als Atemorgan, welche sich wiederum an das Wasserleben gewöhnt haben. Im Süßwasser gibt es zahlreiche Arten von Lungenschnecken, so unsere gewöhnlichen Teichschnecken aus der Gattung Limnaea und die Posthornschnecken aus der Gattung Planorbis. Sie alle sind genötigt, von Zeit zu Zeit an die Wasseroberfläche aufzusteigen, um in ihre Lungenhöhle Atemluft aufzunehmen. Bei den jungen Limnaeen findet man aber stets die Atemhöhle mit Wasser gefüllt. Sie haben sich also bereits so weit an das Wasserleben wieder angepaßt, daß sie mit ihrer Lunge aus dem Wasser Sauerstoff entnehmen können. Diese Fähigkeit geht später wieder verloren, oder vielmehr sie wird später nicht mehr ausgenützt; denn daß sie ausgenützt werden könnte, beweist die Tatsache, daß es Limnaeen gibt, welche dauernd mit ihrer Lungenhöhle im Wasser atmen. Es sind das Tiefseeformen, welche in der Tiefe des Genfer Sees, des Starnberger- und Bodensees vorkommen. Sie wurden in ihrer Lebensweise vor allem durch Siebold, Pauly und Forel studiert. Sie atmen mit ihrer Lungenhöhle direkt aus dem Wasser. Aber es ist wohl anzunehmen, daß auch die Hautatmung bei ihnen eine große Rolle spielt. Daß bei den Tiefseelimnaeen die Anpassungen an die Wasseratmung eine nicht sehr weitgehende ist, beweist der Umstand, daß solche Formen, an die Oberfläche gebracht, alsbald wieder periodisch aufzusteigen und Luft zu atmen beginnen.

Eine weitere Gruppe von Tieren, welche sich sekundär an das Wasserleben angepaßt haben, sind die Insekten. In ihrem ganzen Bau sind diese Tiere ja, wie die Spinnen, ausgesprochene Lufttiere. Ihr Tracheensystem weist sie auf Luftatmung hin. Trotzdem gibt es im Süßwasser wie im Meer eine große Anzahl von Formen, welche im flüssigen Element zu Hause sind. Ihre Anpassungen an das Wasserleben erreichen nun einen ganz verschiedenen Grad. Während die Wasserkäfer sowie gelegentlich in das Wasser tauchende Insekten aus anderen Gruppen, durch besondere Hilfsmittel in den Stand gesetzt sind, sich ihre Atemluft an der Oberfläche des Wassers zu holen und sie in irgendeiner Weise, unter den Flügeln, zwischen Haarbüscheln oder sonstwie mit in die Tiefe zu nehmen, finden wir,

vor allem bei den Larven vieler Insekten, eine viel weitergehende Anpassung an das Leben im Wasser. Vielfach besitzen die Insektenlarven sogenannte Tracheenkiemen, welche es ihnen ermöglichen, dem Wasser Sauerstoff zu entnehmen und Kohlensäure an dasselbe abzugeben, ohne daß sie genötigt sind, an die Oberfläche emporzusteigen.

Insekten, welche im erwachsenen Zustand das Wasser, in dem sie ihre ganze Entwicklung durchgemacht haben, auch dauernd bewohnen, finden sich in den Gruppen der Käfer, Wasserwanzen und Apterygoten. Viel größer ist die Zahl der Insektengruppen, welche wasserbewohnende Larven besitzen; es sind dies die Libellen (Odonata), die Eintagsfliegen (Ephemeridae), die Perlfliegen (Perlidae), die Trauermücken (Sialidae), die Köcherfliegen (Trichoptera) und unter den höheren, holometabolen Insekten einige Schmetterlinge und sehr zahlreiche Fliegen (Diptera).

Nach dieser Aufzählung könnte es scheinen, daß nur zwei der großen Insektengruppen keine wasserbewohnenden Formen enthielten, nämlich die Orthopteren und die Hymenopteren. Es sind aber auch aus diesen Gruppen Wasserinsekten bekannt, von denen manche ganz besonders interessant sind. Über die nur halb an das Wasserleben angepaßten javanischen Heuschrecken aus der Gattung Scelymena weiß man ziemlich wenig; ebenso von der brasilianischen Phasmide priapus, die in Gebirgsbächen unter Steinen gefunden wird, und einer ostindischen Blattidenlarve (Epilampra), die ähnlich lebt und zum Atmen an die Oberfläche steigt. Dagegen kennt



Abb. 663.
Schmetterling, wasserbewohnende Raupe und Puppe von Paraponyx stratiotata (L.).
Nat. Größe.
Orig. nach dem Leben.

man einige **Hymenopteren**, welche in einer ähnlichen Weise in das Wasser hinabtauchen, wie wir das früher (S. 467) als gelegentliche Erscheinung bei den Libellen aus der Gattung Lestes erwähnt haben. Polynema natans fliegt geradezu unter Wasser (Abb. 662 A), wenn sie sich auf die Suche nach den Eiern der gewöhnlichen Wasserjungfer (Calopteryx virgo L.) begibt, um in denselben ihre Brut unterzubringen. Die Wasserjungfer legt ihre Eier in das Blattgewebe der Seerosen, und um zu ihnen zu gelangen, muß die kleine Schlupfwespe unter das Wasser hinabtauchen. Prestwichia, eine verwandte Gattung, unterscheidet sich von Polynema dadurch, daß sie unter Wasser ihre Flügel bewegungslos hält und ihre Beine wie Ruder benützt, wenn sie die Eier der Wasserwanze Ranatra sucht. Ein anderes Hymenopter, Agriotypus armatus (Abb. 662 B), taucht unter Wasser, um ähnlich, wie viele luftbewohnende Schlupfwespen es bei Insektenlarven tun, ihre Eier in die heranwachsenden Larven von Trichopteren abzulegen. Agriotypus armatus parasitiert nach Klapálek in Böhmen vor allen Dingen in der Larve von Silo pallipes. Die Weibchen der Schlupfwespe steigen an Halmen und Stengeln von Wasserpflanzen in die Tiefe, um dort am Boden laufend ihre Opfer zu suchen. Die angestochene Larve der Köcherfliege lebt längere Zeit noch weiter und trifft schließlich Anstalten zur Verpuppung. Wenn sie ihr Gehäuse verschlossen hat, dann frißt die Agriotypus-Larve sie vollends auf und schreitet selbst zur Verpuppung. Vorher hat sie aber mittels eines Sekretbandes, welches sie aus ihren Speicheldrüsen secerniert, und an welchem man die inficierten Köcher erkennt, ihr Gehäuse an irgendeinem Gegenstand befestigt (Abb. 662 C). In den Blättern von Potamogeton minieren die Larven der Fliegengattung Hydrellia. Zu diesen taucht die Braconide Ademon decrescens hinab, um sie anzustechen. Außer den genannten ist noch eine ganze Anzahl ins Wasser tauchender Hymenopteren bekannt geworden, die aber alle nur zur Eiablage das Wasser aufsuchen. Ähnlich tauchen auch manche Trichopterenweibchen unter, um ihren Laich im Wasser abzulegen.

Wasserbewohnende Schmetterlingslarven gibt es nicht sehr viele. Die einheimischen Arten gehören alle zur Mikrolepidopterenordnung der Pyralidae. Eine interessante Form ist Hydrocampa (Nymphula) nymphaeata, welche sich von Wasserpflanzen ernährt, besonders von Potamogeton. Diese Art atmet ähnlich wie die auf den Wasserlinsen vorkommende Cataclysta lemnae durch die gesamte Hautoberfläche; sie beide müssen sich ihren Sauerstoff aber an der Luft holen. Paraponyx stratiotata, deren Raupe an der Wasseraloe und einigen anderen Wasserpflanzen vorkommt, ist in weitergehendem Maße an das Wasserleben angepaßt (Abb. 663). Die Raupe hat nämlich an den Seiten des Körpers fadenförmige Kiemenanhänge, die echte Tracheenkiemen sind. Die tropisch südamerikanische Art Palustra, zu den Bombyciden gehörig, enthält Arten, welche gesellig unter Wasser leben; sie holen sich ihre Atemluft an der Oberfläche und nehmen sie zwischen bürstenförmigen Haarbüscheln mit hinunter. Acentropus niveus ist in Europa die einzige Form, bei welcher die fast flügellosen Weibchen der Frühjahrsgeneration unter Wasser leben.

Unter den Larven der niederen Insekten gibt es eine große Anzahl von Formen, welche ihren Sauerstoffbedarf aus dem Wasser entnehmen, und zwar tun sie das bald mit Hilfe von echten Kiemen, bald mit Hilfe von sogenannten Tracheenkiemen. Erstere sind Ausstülpungen der Körperwand, welche reichlich mit Blut versorgt sind, so daß wie bei den typischen Wassertieren der Gaswechsel sich direkt zwischen Blut und Wasser vollziehen kann. Die Tracheenkiemen sind meist blattförmige Körperanhänge, welche von den Luftröhren der Tracheen durchzogen sind. Dieselben münden aber nicht mit einer Öffnung nach außen, sondern sind blind verschlossen. Es muß also die von den Geweben ausgeschiedene Kohlen-

säure sich in dem Lumen der Tracheenröhren ansammeln, um dann durch die Wandung der Tracheenkiemen in das Wasser zu diffundieren. Auch der in den Körper eintretende Sauerstoff muß den entsprechenden Weg machen. Echte Kiemen kommen bei den Larven von Trichopteren und Chironomiden vor, während Tracheenkiemen für die Larven der Eintagsfliegen, der Perlfliegen und auch der meisten Trichopteren sowie der Libellen charakteristisch sind. Die Tracheenkiemen der Perlfliegenlarven sitzen am Thorax oder Abdomen, bei Nephelopteryx nebulosa an den Hüften der Beine. Bei den Eintagsfliegenlarven stellen sie flügelartige oder büschelförmige Anhänge an beiden Seiten des Abdomens dar. Die Libellenlarven atmen entweder durch in der Dreizahl am Hinterende befestigte Tracheenkiemen oder durch die reichlich von Tracheenästen durchsetzte Wand ihres Enddarms, in dem sie Wasser aus- und einpumpen. Genaueres hierüber findet sich im I. Band S. 392 ff. Die Sialidenlarven haben gegliederte Tracheenkiemen am Hinterleib. Auch Käferlarven sind bisweilen mit Tracheenkiemen ausgestattet, so die Larven der Gyriniden und Helmiden.

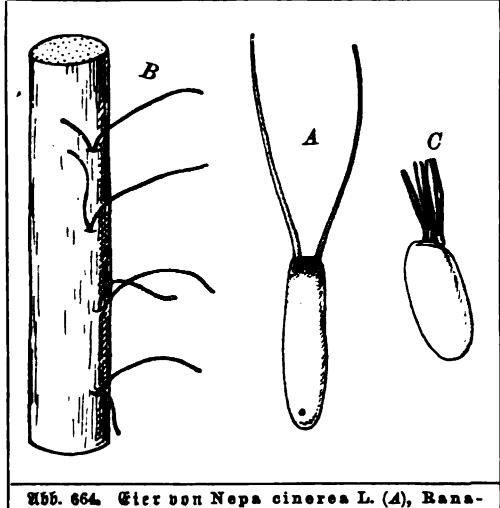


Abb. 664. Eier von Nepa cinerea L. (*A*), Ranatra linearis L. (*C*), *B* Nepa-Eier in Schilfstengel mit ihren Atemröhren. Vergr. ca. 10 mal. Nach Wesenberg-Lund.

Die wasserbewohnenden Larven der höheren Insekten atmen aber meist mit Hilfe von Tracheen, welche, wie das auch für die luftbewohnenden Insekten typisch ist, durch Stigmenöffnungen nach außen münden. Vielfach sind die Stigmenöffnungen bei solchen Insektenlarven auf Körperfortsätzen angebracht. Charakteristische Beispiele hierfür bieten uns vor allem die Larven von Dipteren. So haben die Larven der Stechmücken am Hinterende zwei röhrenförmige Fortsätze des einzigen funktionierenden Stigmenpaars, welche sie beim Emportauchen an die Wasseroberfläche bringen, um so Luft aufzunehmen. Entsprechende verlängerte Stigmenöffnungen haben die Puppen dieser Mücken in der Brustregion, nahe am Kopf. Sie tauchen mit dem Kopfende zur Oberfläche empor, während die Larven dies mit dem Schwanzende tun. (Vgl. Bd. I S. 399. Abb. 267.) Andere Fliegenlarven haben z. T. sehr lange Fortsätze, um eventuell im Schlamm liegend atmen zu können. So ist z. B. der schwanzartige Fortsatz der sogenannten Rattenschwanzlarve von Eristalis (vgl. S. 189) ein teleskopartig ausziehbares Rohr, an dessen Spitze die Stigmenöffnung gelegen ist. Solche Fortsätze können auch bei erwachsenen Wasserinsekten vorkommen; Nepa cinerea, der sogenannte Wasserskorpion, hat am Hinterleibsende eine lange Atemröhre.

Die in erwachsenem Zustand das Wasser bewohnenden Insekten, so die Wasserkäfer und Wasserwanzen, entnehmen ihren Sauerstoff ausschließlich der atmosphärischen Luft. Keine Insektenform atmet in erwachsenem Zustand direkt aus dem Wasser. Wir können die im erwachsenen Zustand im Wasser lebenden Insekten in Oberflächenschwimmer oder -läufer und in Tauchinsekten einteilen. Zu den ersteren gehören unter den Rüsselkerfen die Wasserläufer (Gerris, Hydrometra), zu den letzteren die Wasserwanzen (Naucoris, Notonecta) und die Mehrzahl der Wasserkäfer. Wir erwähnen von den letzteren die Dytisciden (Dytiscus, Agabus, Cybister) und die Gyriniden oder Taumelkäfer, welche letzteren sich hauptsächlich an der Oberfläche aufhalten, bei trüber Witterung aber in die Tiefe tauchen;

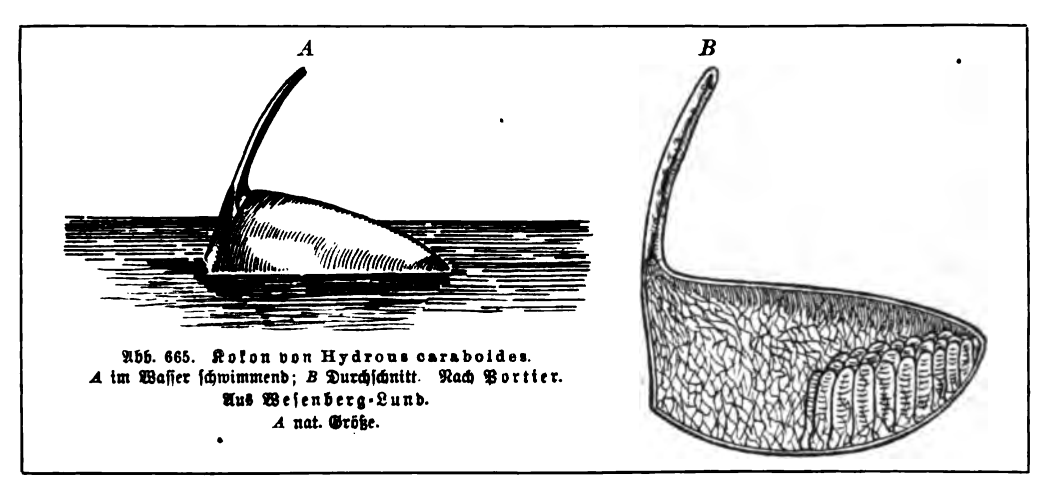


Abb. 665. Kokon von Hydrous caraboides. A im Wasser schwimmend; B Durchschnitt. Nach Portier. Aus Wesenberg-Lund. A nat. Größe.

ihr zweigeteiltes Auge erlaubt ihnen über und unter dem Wasser zu sehen; ferner sei auf die Hydrophiliden, Helmiden und Donaciden hingewiesen. Alle diese Wasserkäfer wie auch viele Wasserwanzen verlassen nachts fliegend ihre Wohngewässer. Die Donaciden halten sich im erwachsenen Zustand überhaupt außerhalb des Wassers auf. Sehr merkwürdig ist die Atemmethode ihrer Larven. Diese, die madenähnlich aussehen, plump und bleich sind, bohren sich mit den zwei dornenartig verlängerten Stigmenröhren des letzten Abdomensegments unter Wasser in die Rhizome und Stengel von Wasserpflanzen wie Typha und Sparganium ein, um die nötige Luft aus deren Intercellularräumen zu beziehen. In welcher Weise die erwachsenen Tauchinsekten sich an der Oberfläche des Wassers ihren Luftvorrat holen, ist im I. Band bereits ausführlich beschrieben worden.

Sehr eigenartig sind die Methoden, durch welche ins Wasser abgelegte Eier mit Luft versorgt werden. Wir haben früher schon gehört, daß viele auf Luftatmung angewiesene Insekten ihre Eier unter Wasser ablegen. Bei den Eiern der Wasserwanzen Nepa und Ranatra dienen nun lange Filamente, bei Ranatra 2, bei Nepa 7 dazu, dem Ei die nötige Atemluft zuzuführen, indem sie über das Wasser hervorragen (Abb. 664). Ein solcher Ventilationsschornstein ist auch der sogenannte Mast des Kokons von Hydrophilus piceus, Hydrous caraboides und der anderen Hydrophiliden. Er ist verschieden lang, je nach der Tiefe im Wasser, die der Kokon einnimmt, und leitet der Luftkammer, welche den vorderen Teil des Kokons einnimmt, Luft zu; im hinteren Teil liegen die Eier in Gespinst eingewickelt (Abb. 665).

Auch die Salzflut des Meeres bewohnen eine Anzahl von Insektenformen. Nicht nur hausen einige Larven von Fliegen im Meerwasser (vgl. hierzu S. 788), sondern es leben auch eine Anzahl von Rüsselkerfen an der Oberfläche des Meers, auf dem sie oft weit von den Küsten entfernt angetroffen werden. Es sind dies die Arten der Familie der Halobatiden (Abb. 666).

Kurz sei noch der wasserbewohnenden Spinnentiere Erwähnung getan. Argyroneta aquatica Walck., welche ihre Atemluft an der Oberfläche holt und in ihrem Nest unter Wasser aufspeichert, ist schon öfter genannt worden. Die Wassermilben (Hydrachnidae) haben über der Mundöffnung zwei Stigmen; viele Formen scheinen aber ganz auf Hautatmung angewiesen zu sein.

Es gibt auch unter den höheren landbewohnenden **Wirbeltieren** eine ganze Reihe von Formen, welche sich sekundär an das Leben im Wasser angepaßt haben. Ja, schon bei

den Amphibien ist der kaum geschehene Schritt aufs feste Land in manchen Fällen wieder rückgängig gemacht worden. Wir haben früher in den Axolotln und anderen neotenischen Urodelen Formen kennen gelernt, welche, durch irgendwelche Verhältnisse im Wasser festgehalten, die sonst für ihre Gattung oder Art charakteristische Metamorphose zum Landtier nicht vollendet haben. Die ganze Gruppe der Perennibranchiaten wird wohl mit Recht von manchen Forschern als aus Nachkommen solcher nachträglich zum Wasserleben zurückgekehrter Molche zusammengesetzt angesehen. Im Gegensatz zu den mit ihnen verwandten landbewohnenden Formen zeigen sie in ihrem Körperbau, vor allem in dem abgeflachten Schwimmschwanz, den Habitus von Wassertieren; zudem bleiben ihre Kiemen dauernd funktionsfähig.

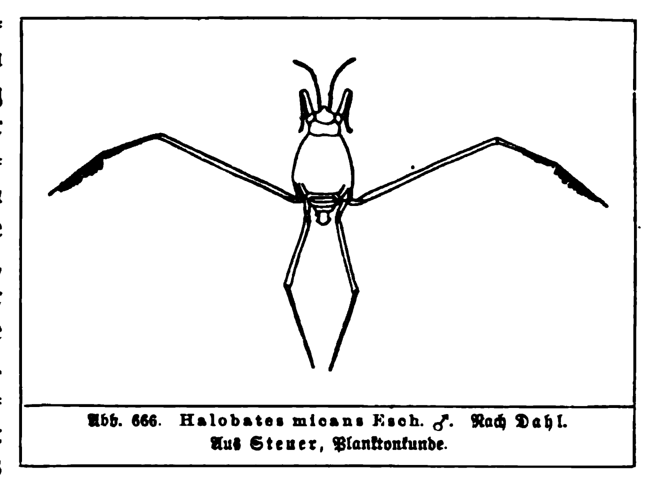


Abb. 666. Halobates micans Esch. ♂. Nach Dahl. Aus Steuer, Planktonkunde.

Während diese Formen also noch in den Atmungsorganen sich dem Wasserleben in einer den Wassertieren analogen Weise angepaßt zeigen, ist dies bei den sekundär zu Wasserbewohnern gewordenen höheren Wirbeltieren nicht mehr der Fall. Wassereidechsen kennen wir nur wenige. Zwar vermögen viele Eidechsen geschickt zu schwimmen; manche von ihnen, wie z. B. unsere Bergeidechse, viele Varane und Leguane der Tropen halten sich mit Vorliebe in der Nähe des Wassers auf. Ja, die von uns früher schon besprochene eigentümliche tangfressende große Eidechse der Galapagosinseln (Amblyrhynchus vgl. S. 35) taucht auf der Nahrungssuche sogar ins Meerwasser. Aber keine von all diesen Formen lebt dauernd im Wasser. Die Schlangen sind weniger ausgesprochen Trockenlufttiere als die Mehrzahl der Eidechsen. Viele von ihnen leben mit Vorliebe an feuchten Örtlichkeiten, in Sümpfen, an den Ufern von Seen, Flüssen und Bächen. Manche von ihnen halten sich viel und gern im Wasser auf, wo sie zum Teil auch ihre Nahrung erbeuten. So ist bekanntlich unsere einheimische Ringelnatter eine Wasserschlange; in den Tropen gibt es viele harmlose und giftige Wasserschlangen, ich erinnere nur an die Warzenschlange Javas oder an die Anakonda, die wasserbewohnende und im Wasser jagende Riesenschlange Brasiliens. — Am höchsten an das Wasserleben ist aber eine Gruppe mariner Schlangen angepaßt. Es sind dies vor allem in den tropischen Meeren Afrikas, Asiens und Australiens vorkommende Tiere. Wir haben schon im I. Band erfahren, daß sie dauernd frei im Meere zu schwimmen vermögen und dazu durch ihren von den Seiten her blattförmig zusammengedrückten Schwanz besonders befähigt sind. Obwohl sie gute Schwimmer sind, pflegen sie sich nie sehr weit von den Küsten zu entfernen. Mitten in den Ozeanen trifft man sie nicht an, wohl aber in Entfernungen bis zu 100 und 150 km vom Lande, längs der Küsten. Die Seeschlangen vermögen lange Zeit unter Wasser zu tauchen, wobei ihnen die Konstruktion ihrer Lunge zu Hilfe kommt, welche wie bei allen Schlangen das Zurückhalten eines Luftvorrates erlaubt. Vielleicht haben sie auch noch bis zu einem gewissen Grade die Fähigkeit, Sauerstoff direkt aus dem Wasser aufzunehmen, und zwar durch gewisse Bildungen, welche geradezu an Kiemen erinnern. Nach G. S. West haben die Seeschlangen am Ober- und Unterkiefer in der Schleimhaut massenhafte Blutgefäße, welche um die Zähne verlaufen; sie füllen nicht nur

die Höhlungen zwischen den Zähnen aus, sondern erstrecken sich auch noch über einen großen Teil beider Kieferseiten.

Ähnliche Bildungen, die wohl der Wasseratmung dienen, finden sich in Gestalt von zottigen Fortsätzen im Rachen gewisser Weichschildkröten. Die Schildkröten sind ja eine Reptiliengruppe, welche viele an das Wasserleben angepaßte Mitglieder enthält. Wir können sogar innerhalb der Klasse der Schildkröten eine steigende Anpassung an das Wasserleben konstatieren. Während die Landschildkröten ein hochgewölbtes Rückenschild und plumpe, säulenförmige Beine besitzen, sind die Sumpf- und Süßwasserschildkröten durch eine abgeflachte Gestalt des Panzerschildes ausgezeichnet; ihre Füße sind platt, die Zehen durch Schwimmhäute miteinander verbunden. Die großen Schwimmschildkröten des Meeres, welche nur zum Eierlegen das feste Land betreten und sonst stets im freien Meer ihren Aufenthalt haben, zeigen in ausgesprochenem Maße die Abflachung des Körperpanzers, und ihre Füße sind geradezu zu Flossen umgestaltet; sie sind schlank, schmal und zugespitzt. Ähnlich wie in den Flossen der Wale ist bei ihnen die Zahl der Phalangen bedeutend vermehrt. Typische Wasserschildkröten, unter ihnen vor allem Sumpf- und Süßwasserformen, vermögen oft sehr lange tauchend unter dem Wasser zu verweilen. Solche Formen pflegen sehr große Lungen zu haben, wie z. B. Kachuga tectum Sm., eine Tiefwasserschildkröte Indiens, deren ungeheure Lungen in besonderen Knochenkammern eingeschlossen sind. Derartige Anpassungen an das Leben im Wasser weisen auch die Krokodile auf. Auch sie sind durch ihren Körperbau zum Schwimmen besonders befähigt; sie haben den von den Seiten her zusammengedrückten Schwimmschwanz der Wassertiere, die zugespitzte Gestalt der guten Schwimmer; auch sie vermögen sehr lange unter dem Wasser tauchend auszuhalten.

Sehr viele Vögel bezeichnen wir als Wasservögel, weil sie in ihrer ganzen Lebensweise vom Wasser abhängig sind. Die Mehrzahl von ihnen hält sich aber nur an der Oberfläche des Wassers auf, viele können in geringe, sehr wenige in etwas größere Tiefen tauchen. Je ausgesprochener ein Vogel an das Wasserleben angepaßt ist, um so glatter liegt sein Gefieder der Oberfläche des Körpers an, um so kleiner sind die einzelnen Federn, um so intensiver ist das Tier mit dem Sekret der Bürzeldrüse eingefettet. Diejenigen Vögel, welche unter das Wasser zu tauchen vermögen, haben relativ schwere Knochen, so die Taucher, Kormorane, Schlangenhalsvögel, Pinguine, Enten und Gänse. Die schlecht oder gar nicht tauchenden Formen, wie viele Möwen und vor allem die Pelikane, haben ein außerordentlich leichtes Knochengerüst. Alle Schwimmvögel sind mit Schwimmfüßen ausgestattet, d. h. ihre Zehen sind mehr oder minder vollkommen durch Schwimmhäute miteinander verbunden oder doch wenigstens mit einem Schwimmhautrand eingefaßt. Die Schwimmfüße dienen nicht nur zur Fortbewegung auf der Wasseroberfläche, wobei der Körper aus dem Wasser hervorragt und durch die Ruderbewegung der Füße vorwärts getrieben wird; sie dienen auch beim Tauchen bzw. beim Schwimmen unter Wasser. Enten und Taucher halten unter Wasser ihre Flügel dicht an den Körper gepreßt; sie besitzen ja relativ wohl entwickelte Flügel; denn sie sind ebenso gewandte Flieger, als Schwimmer und Taucher. Sehr charakteristisch ist nach Heinroth der Unterschied zwischen den gewöhnlichen Schwimmenten und den Tauchenten (Fuliginiden). Während erstere nach jedem Tauchen das Wasser aus ihrem Gefieder schütteln müssen, sind letztere sofort wieder zum Tauchen bereit. Sie besitzen an der Brust, unterhalb der Flügel eine Gruppe aufrecht stehender Federn, die sogenannten Tragfedern, welche stets mit dem Sekret der Bürzeldrüse gut eingefettet sind. Diese Federn legen sich über den beim Tauchen dem Körper dicht angedrückten Flügel, so daß in den Zwischenraum kein Wasser eindringen kann. Die Alken und Pinguine jedoch benutzen ihre



Abb. 667. Schwimmender Seeelefant (Süd-Georgien). Aus Nordenskjöld, Polarwelt.

Flügel gar nicht zum Fliegen; sie sind fluglose Vögel. Der wohlausgebildete Kamm auf ihrem Brustbein, welcher für die Flügelmuskeln breiten Raum zur Anheftung darbietet, weist uns schon darauf hin, daß die Flügel im Leben des Tieres auch ihr Stück Arbeit zu leisten haben. Wenn ein Pinguin unter Wasser taucht, so bewegt er seine Flügel wie Ruder, sie gleichen dann eher Flossen als Flügeln. Und so sehen sie auch in der Ruhe aus; denn sie sind nicht mit langen Schwungfedern, sondern mit einem kurzen schuppenartigen Gefieder bedeckt; der ganze Körper dieser guten Schwimmer trägt ein Federkleid, welches fast einer Behaarung gleicht, so sehr haben sich die Federn mit dem Verlust des Flugvermögens verändert.

Selbst die höchststehenden Landtiere, die Säugetiere, haben Repräsentanten im feuchten Element; zahlreiche Wassersäugetiere leben im Meer, in Flüssen und Seen. Einen Vertreter der niedersten Säugetiere, das eierlegende Schnabeltier (Ornithorhynchus anatinus Ow.), haben wir früher schon als Süßwasserbewohner kennen gelernt. Es zeigt uns schon alle charakteristischen Merkmale eines wasserbewohnenden Säugetiers. Das Fell ist kurz, sehr dicht und liegt dem Körper fest an. Der letztere ist von oben nach unten abgeflacht; die Beine, speziell die Hinterbeine, sind zum Schwimmen eingerichtet und tragen Schwimmhäute zwischen den Zehen. Auch die Kleinheit der Augen ist für den Wasserbewohner bezeichnend. Unter den höheren Säugetieren finden sich einzelne wasserbewohnende Arten unter den Insektenfressern, den Nagern und Raubtieren, während die ganze Unterordnung der Pinnipedier oder Robben sowie die Wale ausschließliche Wasserbewohner sind. Betrachten wir nun etwa unter den Insektenfressern die Gattung Potamogale oder die Wasserspitzmäuse, aus der Ordnung der Nagetiere den Biber, das Coypu, aus der Ordnung der Raubtiere die Fischotter und Seeotter (Enhydris lutra L.), so finden wir bei all diesen Formen übereinstimmende Anpassungen. Bei ihnen allen kehrt das dichte kurze Fell, die zugespitzte Schwimmform des Körpers, die Ausstattung wenigstens eines Teiles der Extremitäten, meist der Hinterbeine, mit Schwimmfüßen, der gute Verschluß der Nasenöffnungen, die Kleinheit der Ohren wieder. Sie alle haben unter ihrer Haut ein die Abkühlung herabsetzendes starkes Fettpolster. Die meisten von ihnen können auch lange und ausdauernd tauchen. Das einzige Huftier, welches man als Wassertier bezeichnen kann, ist das Flußpferd. Wenn es auch gelegentlich aufs Land steigt und vor allem seine Jungen auf dem Land zur Welt bringt, so verlebt es doch fast sein ganzes Dasein im Wasser. Das Flußpferd hat eine fast vollkommen haarlose Haut, kleine Augen, kleine Ohren, durch besondere

Muskeln zu öffnende Nasenöffnungen und kann mit dem in die Lunge aufgenommenen Luftvorrat lange unter Wasser aushalten.

Am höchsten an das Wasserleben angepaßt sind unter allen Säugetieren, ja wir können wohl sagen unter allen höheren Wirbeltieren, die Robben und Wale. Auch die Robben besitzen ein ganz kurzes Haarkleid. Diese an das Wasserleben angepaßten Raubtiere zeigen in der Spindelform ihres Körpers den üblichen Schwimmtypus. Ihre Extremitäten haben eine ähnliche Mission zu erfüllen wie die Flossen der Fische; so sind sie denn relativ kurz, abgeflacht und nach hinten gerichtet. Vielfach erinnert ihr äußerer Umriß schon an Flossen. Dieser Eindruck wird bei den Vordergliedmaßen noch dadurch vermehrt, daß der innere Teil nicht über die äußere Kontur des Rumpfes hervorragt, sondern von dessen Haut überzogen wird. Es steht fast nur mehr die Hand heraus. Das Walroß und die Ohrenrobben können die Hinterbeine noch so weit nach vorn bewegen, daß sie auf ihnen laufen können. Bei den echten Robben dagegen sind die Hinterbeine in der Richtung nach hinten dauernd fixiert; sie sehen geradezu wie eine schwanzartige Verlängerung des Hinterleibs aus. Sie sind noch vollkommener in die Haut des Rumpfes eingeschlossen als die Vorderbeine; sie liegen ganz weit hinten am Körper, einander genähert, mit den Fußspitzen nach hinten gerichtet. Vorder- und Hinterbeine sind mit Schwimmhäuten versehen. Die flossenartige Form der Vordergliedmaßen ist dadurch bedingt, daß die Finger vom ersten bis zum fünften an Größe abnehmen. Die hinteren Extremitäten wirken beim Schwimmen zusammen wie eine Schwanzflosse; sie haben beide Schaufelform, indem die erste und fünfte Zehe meist größer als die drei inneren sind. Bei den eigentlichen Robben finden wir noch Krallen an den Vorderflossen; beim Walroß nur noch schwache Nägel, bei den Ohrenrobben sind sie fast ganz rückgebildet. Die Pinnipedier haben stets ganz kurze Schwänze. Innerhalb der Reihe der Robben zeigt sich eine fortschreitende Rückbildung des äußeren Ohrs. Eine charakteristische Anpassung an das Wasserleben ist ferner im Bau der Nasenlöcher zu erblicken, welche einen schmalen Spalt bilden, der sich infolge der Elastizität seiner Wand von selbst schließt. Zum Atmen wird er durch Muskelwirkung geöffnet. Ähnlich wie bei den Fischen spielt bei der Bewegung im Wasser die Muskulatur der hinteren Hälfte ihres sehr biegsamen Rumpfes die Hauptrolle. Während die Robben am Land sich im allgemeinen nur sehr schwerfällig zu bewegen vermögen, wobei Ohrenrobben und Walroß alle vier Extremitäten benützen, die Seehunde dagegen sich stoßweise unter schlängelnden Bewegungen des Hinterkörpers fortarbeiten, schwimmen sie im Wasser sehr rasch unter eleganten Bewegungen. Ihre Nahrung besteht ausschließlich aus Wassertieren: Fischen, Krebsen und Mollusken, die sie vielfach mit großer Geschicklichkeit einfangen. Dabei ist ihnen die Form ihres Gebisses sehr dienlich, welches sehr von demjenigen der Landsäugetiere abweicht. Es besteht nämlich aus in der Form einander ähnlichen, spitzen, durch Lücken voneinander getrennten Zähnen, wie sie überhaupt für Fischfänger charakteristisch sind (vgl. S. 144). Vielfach erreichen die Robben eine beträchtliche Körpergröße; daß trotzdem viele von ihnen eine pelagische Lebensweise führen, wird durch die dicke Speckschicht, die ihren Körper umschließt, ermöglicht.

Noch viel größere Formen, wahre Riesen, finden sich in der Gruppe der walähnlichen Tiere. Wegen mancher äußeren Ähnlichkeiten hat man früher die Sirenen oder Seekühe für nahe verwandt mit den Walen gehalten. In ihrem Bau stehen sie aber den Huftieren viel näher, und es ist nur die gleiche Lebensweise, welche sie den Walen ähnlich gemacht hat. Wie die Huftiere sind sie auch Pflanzenfresser, indem sie sich, wie wir früher schon gehört haben, hauptsächlich von Tangen ernähren. Auch sie haben einen ausgesprochen

spindelförmigen Körper mit einem sehr kurzen Hals. Schon äußerlich unterscheiden sie sich von den Robben durch den vollkommenen Mangel hinterer Gliedmaßen. Dagegen haben sie einen kräftigen Schwanz, der beiderseits in eine wagrecht liegende, breite Hautfalte verlängert ist; so wird geradezu eine Schwanzflosse gebildet. Auch ihnen fehlen äußere Ohren. Die Vordergliedmaßen sind sehr kurz und flossenförmig gestaltet; vier dreigliedrige Finger sind in eine gemeinsame Haut eingeschlossen, aber äußerlich nicht mehr erkennbar. Auch ihnen wird das Schwimmen durch eine starke Speckschicht erleichtert. Charakteristisch ist die Rückbildung des Haarkleids.

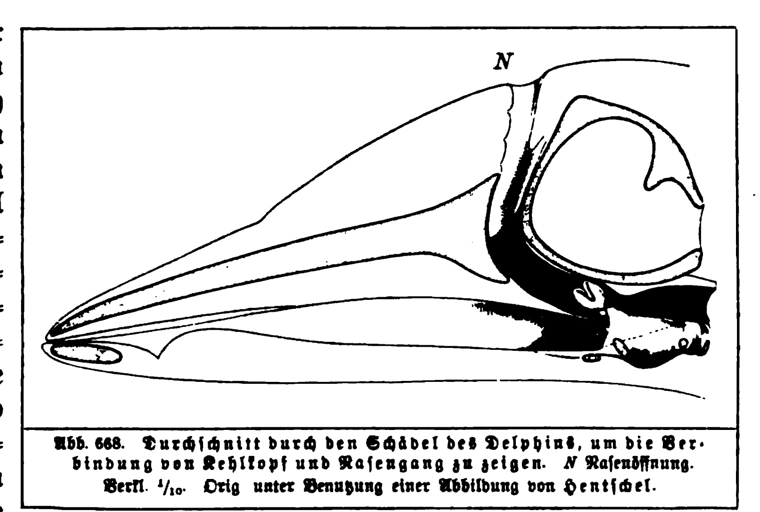


Abb. 668. Durchschnitt durch den Schädel des Delphins, um die Verbindung von Kehlkopf und Nasengang zu zeigen. *N* Nasenöffnung. Verkl. 1/10. Orig unter Benutzung einer Abbildung von Hentschel.

Das letztere ist bei den Walen fast vollkommen verschwunden. Es finden sich bei Bartenwalen bis zu hundert Haaren am Kopf, bei den Zahnwalen bilden die Haaranlagen sich meist bei den erwachsenen Tieren wieder zurück; bei den Embryonen findet man längs der Oberlippe zwei bis acht Haare beiderseits. Macht nun schon die glatte und glänzende Haut einen Wal einem Fisch ähnlich, so wird die Fischähnlichkeit noch viel ausgesprochener durch den äußeren Umriß des Körpers bedingt. Ein Halsabschnitt ist überhaupt nicht erkennbar; vielfach sind sogar die Halswirbel zu einem einheitlichen Knochen verschmolzen, so bei den Glattwalen. Meist ist der Körper nach vorn und hinten zugespitzt. Das hintere Ende des Körpers läuft in eine breite, wagerechte Schwanzflosse aus, welche nur aus einer paarigen Hautfalte besteht, die von Bindegewebe, nicht von einem knöchernen Skelett gestützt ist. Hintere Gliedmaßen fehlen vollkommen. Auch das Becken ist bis auf geringe Reste verschwunden. Die Vordergliedmaßen dagegen sind sehr eigenartig ausgebildet; sie stellen flossenförmige Ruderplatten dar, in welchen die Finger von einer einheitlichen Haut umschlossen sind. Und zwar sind vier oder fünf Finger vorhanden, von denen einige mehr als drei Glieder besitzen. Die Zahl der Fingerglieder kann sogar bedeutend vermehrt sein, beim Grindwal z. B. beträgt sie mehr als ein Dutzend. Die einzelnen Fingerknochen sind durch Scheiben aus elastischem Gewebe miteinander verbunden, so daß die Extremität dadurch in ähnlicher Weise biegsam wird, wie eine Fischflosse. Vielfach kommt bei Walen, speziell bei Delphinen und Finnwalen, eine Rückenflosse vor, welche aber wie die Schwanzflosse nur durch Bindegewebe gestützt ist. Die Augen der Wale sind sehr klein; äußere Ohren fehlen vollkommen, auch die Ohröffnung ist ganz klein. Die Nasenöffnungen sind auf die obere Seite des Kopfes verlagert und dienen ausschließlich der Atmung. Auch bei den Walen schließen sie sich automatisch und müssen durch Muskelarbeit geöffnet werden. Die inneren Nasenöffnungen treten direkt mit dem verlängerten Kehlkopf in Verbindung, welcher hoch zu ihnen emporreicht (Abb. 668). So können denn die Wale atmen, während sie mit offenem Mund durch das Wasser streichen; sie sind niemals in Gefahr sich zu verschlucken, denn der Weg aus der Mundhöhle in die Speiseröhre führt zu

beiden Seiten des röhrenförmigen Kehlkopfes vorbei. Die großen Lungen ermöglichen es den Walen die Luft lange aufzuspeichern. Alle Wale sind sehr geschickte Taucher. Wenn sie nach dem Tauchen an die Wasseroberfläche emporsteigen, pressen sie die Luft mit Gewalt aus den Nasenlöchern hervor; diese ist mit Feuchtigkeit beladen, welche sich an der Außenluft kondensiert; so entsteht denn eine mächtige Atemfontäne, von der man früher glaubte, sie bestehe aus einem von den Walen emporgespritzten Wasserstrahl. In Wahrheit kann aber, wie wir gesehen haben, infolge des eigenartigen Baues des Kehlkopfes Wasser gar nicht in die Nasenhöhle eines Wals eindringen. Die Atemfontäne kann bei dem Blauwal bis 6 Meter hoch sein. Bei den Bartenwalen gibt es zwei Fontänen, bei den Zahnwalen, welche nur eine äußere Nasenöffnung haben, nur eine. Wale können zum Teil sehr lange tauchen; im allgemeinen taucht bei der Nahrungssuche ein Bartenwal auf drei bis zwanzig Minuten unter; harpunierte Individuen tauchen viel länger. Delphine tauchen ungefähr alle 5 Minuten unter und erreichen dabei im allgemeinen Tiefen von 60 bis 100 Metern. In der Todesangst tauchen aber die verschiedensten Walformen 250, 400, 600 Meter tief und erreichen wohl auch noch größere Tiefen. Harpunierte Zahnwale bleiben oft eine Stunde und länger unter Wasser, so der Dögling 45 Minuten, Potwale 1¼ bis 1¾ Stunden. Die Wale sind unter den gegenwärtig lebenden Tierformen die größten; man hat bei Potwalen Längen bis zu 20 Metern, bei Blauwalen bis zu 29 Metern gemessen. Ein Blauwal von 23 Meter Länge wiegt 73000 Kilo, also ungefähr so viel wie tausend Menschen. Dieses gewaltige Gewicht kann mit geringer Muskelanstrengung an der Oberfläche erhalten werden, denn das spezifische Gewicht des Walkörpers weicht kaum von demjenigen des Seewassers ab. Das ist vor allem durch Anhäufung sehr leichter Substanzen im Körper bedingt. Der riesige Kopf des Potwals ist von einer mächtigen Höhle erfüllt, die ein ganz leichtes Öl enthält, das sogenannte Walrat. Die gewaltige, oft einen halben Meter dicke Speckschicht, welche den ganzen Körper umhüllt, trägt wesentlich zur Herabsetzung des spezifischen Gewichtes bei. Sie schützt auch das Innere des Körpers vor der abkühlenden Wirkung des Wassers. Die Wale sind ja gleichwarme Säugetiere, deren Körpertemperatur ungefähr 35,5° C. beträgt. Inwiefern die Wale an die besondere Art der Nahrung, welche ihnen das Wasser darbietet, angepaßt sind, ist bereits früher erörtert worden.

Alle besprochenen Beispiele zeigen uns, welch tiefgehenden Einfluß das Medium in seinen allgemeinen Eigenschaften auf den Tierkörper hat. Wir werden in den nächsten Kapiteln sehen, daß auch in Kombination mit anderen Naturkräften der Charakter des Mediums jeweils seinen besonderen Einfluß äußert und so zur Mannigfaltigkeit der Anpassungsformen im Tierreich erheblich beiträgt.

11. Kapitel.

Medium und Substrat.

Einfluß der Schwerkraft.

Die Wirkung der Schwerkraft veranlaßt fast alle Tiere, sich in einer bestimmten Weise zum Mittelpunkt der Erde einzustellen. Dabei verhalten sie sich bis zu einem gewissen Grade verschieden, je nachdem sie frei beweglich oder festsitzend sind. Die freibeweglichen Tiere können entweder **Bodentiere** sein, d. h. Tiere, welche an das Substrat gebunden sind, oder sie sind **Schwebtiere**, welche sich zeitweise oder dauernd vom Substrat loszulösen

vermögen. In den beiden Medien, deren Einfluß auf die Tierformen wir im vorigen Kapitel besprochen haben, im Wasser und in der Luft, finden wir sowohl Bodentiere als auch Schwebtiere. Der wesentlichste Unterschied zwischen beiden Gruppen tritt uns im spezifischen Gewicht der Tierkörper entgegen. Einige Beispiele mögen dies erläutern. Die Wale sind Schwebtiere; nichts ist für einen Wal verderblicher als die Berührung mit dem festen Boden. Das spezifische Gewicht seiner gesamten Körpersubstanzen weicht kaum von demjenigen des Meerwassers ab. Und doch ist ein Wal ein mit einem komplizierten, mächtigen Knochenskelett ausgestattetes Säugetier. Daß er spezifisch so leicht ist, verdankt er nicht nur den ungeheuren Fettmassen, welche seinen Körper einhüllen, sondern auch der verblüffenden Leichtigkeit seiner locker gebauten Knochen. Ein anderes Wassersäugetier, das Walroß, ist ein Bodentier, welches im Wasser stets auf den Meeresgrund herabsinkt, um dort Muscheln zu fressen. Ebensowenig wie ein Wal könnte dies Tier sich längere Zeit am Boden des Wassers halten, wenn nicht seine massiven schweren Knochen ihm ein erhebliches spezifisches Übergewicht gegenüber dem Wasser verliehen. Bei Lufttieren können wir dieselben Gegensätze konstatieren. Das Skelett eines Straußes oder eines Huhns ist unvergleichlich schwerer als dasjenige einer Möve oder eines Pelikans. Erstere sind beide Bodenvögel, letztere Schwebvögel. Da, wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, die Schwere der Körpersubstanzen in der Luft ganz unverhältnismäßig größer ist als im Wasser, so finden wir in beiden Medien in den Beziehungen der Tiere zum Substrat ganz verschiedene Anpassungen.

Betrachten wir zunächst die Wassertiere. Nach dem Vorgang von Haeckel hat sich eine Einteilungsweise derselben eingebürgert, welche sie in der Regel in drei Gruppen scheidet: in das Benthos, Plankton und das Nekton. Unter dem Namen Benthos faßt man die an den Boden gebundenen, unter dem Namen Plankton die im freien Wasser willenlos treibenden und unter dem Namen Nekton die frei schwimmenden Tiere zusammen. Diese Einteilung ist keine ganz natürliche und entspricht auch nicht vollkommen den die einzelnen Gruppen charakterisierenden biologischen Anpassungen. Es erscheint mir logischer, nur Benthos und Plankton in Gegensatz zueinander zu stellen. Es gibt aber sowohl Bodentiere, welche gelegentlich sich in das freie Wasser erheben und längere Zeit in demselben herumschwimmen können, als auch Plaktontiere, welche nicht willenlos den Strömungen folgen, sondern mit einer oft beträchtlichen Eigengeschwindigkeit das freie Wasser durchmessen und den Strömungen entgegenschwimmen können. So ist es denn zweckmäßig, von dem eigentlichen Benthos das nektonische Benthos, von dem eigentlichen Plankton das nektonische Plankton zu unterscheiden.

Unter den Tieren des Benthos finden sich alle möglichen Zwischenstufen zwischen solchen, welche vollkommen frei beweglich (vagil), und solchen, welche mehr oder minder an den Ort gebunden oder vollkommen sessil sind. Die besonders durch ihre Ernährungsanpassungen ausgezeichneten festsitzenden Wassertiere haben wir in einem früheren Kapitel schon ausführlich behandelt. Manche der beweglichen Tiere des Benthos nähern sich in ihren körperlichen Anpassungen sehr den festsitzenden Formen. Das ist schon dadurch bedingt, daß sie, um überhaupt am Boden des Meeres oder der sonstigen Gewässer, in denen sie leben, verharren zu können, ein hohes spezifisches Gewicht besitzen müssen. Dichter, massiver Bau, vor allem der Skelettsubstanzen, verleiht ihnen die nötige spezifische Schwere. Durch dieselbe werden aber die Körperbewegungen erschwert und verlangsamt, und es zeigen sich sehr bemerkenswerte Verschiedenheiten im Bau, je nach der Art des Untergrundes, des Substrates, auf welchem die benthonischen Tiere leben.

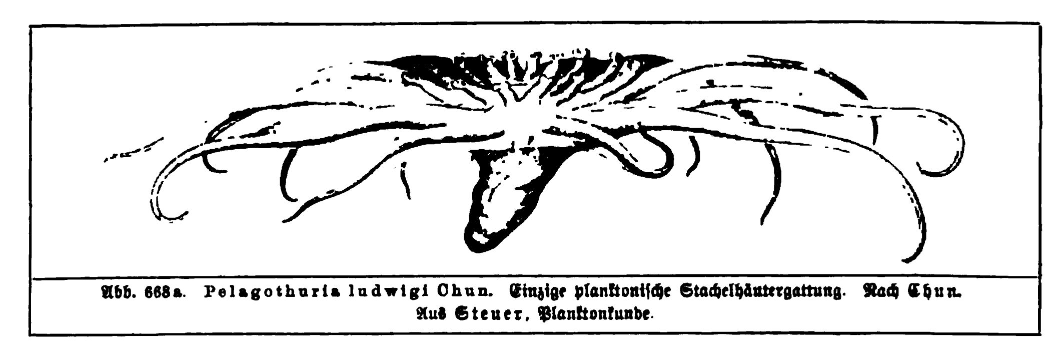


Abb. 668a. Pelagothuria ludwigi Chun. Einzige planktonische Stachelhäutergattung. Nach Chun. Aus Steuer, Planktonkunde.

Wenn wir an dieser Stelle ganz von der Betrachtung der festsitzenden Formen absehen, so können wir doch eine Anzahl von Tierformen des Wassers anführen, welche im erwachsenen Zustande vollkommen an den Boden gefesselt sind, da sie der Schwimmfähigkeit entbehren. Als solche können wir schon unter den Protozoen große Gruppen der Rhizopoden anführen. Die Mehrzahl der Amöben und der Foraminiferen sind echte Benthostiere. Sie bewegen sich auf dem Boden der Gewässer, kriechen auf Steinen, auf Sand und Schlamm, auf Wasserpflanzen oder größeren Tieren umher, sind aber stets an eine Unterlage gebunden. Die ganze Gruppe der Foraminiferen ist durch ein schweres Skelett aus kohlensaurem Kalk ausgezeichnet, dessen relativ grobe Strukturen erheblich von den feinen Filigrangebilden der Kieselsäureskelette der Radiolarien abstechen. Die Hauptmasse der Foraminiferen ist eben gerade so an das benthonische Leben angepaßt, wie die Mehrzahl der Radiolarien an das planktonische. Unter den Coelenteraten gibt es nur wenige Angehörige des vagilen Benthos. Während die Mehrzahl der Polypen sessil ist, sind die Medusen planktonisch. Es gibt allerdings einige wenige Medusen, welche dem vagilen Benthos angehören, so z. B. Eleutheria und die Familie der Lucernariidae. Auch eine ganze Anzahl von Polypen zeigt die Fähigkeit, am Boden der Gewässer zu kriechen; alle diese vagilen Polypen, wie z. B. Hydra und viele Aktinien, haben nur eine geringe, träge Beweglichkeit und nähern sich in ihrer Lebensweise sehr den sessilen Formen.

Dagegen sind sehr viele Würmer, ja wir können sagen, die Mehrzahl der Angehörigen dieses Tierstammes zum Benthos zu rechnen. Sessiles und vagiles Benthos sind bei ihnen gleichmäßig vertreten. Viele der Borstenwürmer des Meeres leben ausschließlich am Boden und bewohnen da Höhlungen, eventuell auch Hohlräume in Schwämmen, Tierstöcken usw. Manche von ihnen zeigen aber eine gewisse, mehr oder weniger häufig angewandte Schwimmfähigkeit. So sind z. B. die Nereiden in ihrer atoken Form, also außerhalb ihrer Vermehrungsperiode, streng benthonisch, während sie als epitoke Tiere frei zu schwimmen vermögen. Wir erblicken also in ihnen Repräsentanten des nektonischen Benthos.

Fast ausschließlich aus benthonischen Tieren besteht der Stamm der Echinodermen. Alle Seesterne, Seeigel, Schlangensterne und die Holothurien mit einer einzigen Ausnahme (Abb. 668a) gehören zum vagilen Benthos. Unter den heute lebenden Echinodermen sind die Crinoideen die einzigen sessilen Formen, während es in früheren Erdperioden auch andere sessile Gruppen gab. Die zu den Crinoideen gehörige Gruppe der Comatulaceen gehört zum nektonischen Benthos, wenn auch ihre Angehörigen selten von ihrer geringen Schwimmfähigkeit Gebrauch machen. Gerade die Gruppe der Stachelhäuter bietet uns charakteristische Beispiele für die Anpassungen der benthonischen Tiere. Ja, da die Mehrzahl der Echinodermen planktonische Larven besitzt, so können wir bei der einzelnen Art während der Entwicklung des Individuums verfolgen, wie die Anpassungen an das planktonische Leben durch diejenigen, welche

für das Leben am Grunde notwendig sind, ersetzt werden. Wie sehr weicht ein Seeigel oder Seestern mit seinem schweren, aus Kalkplatten zusammengesetzten Skelett von der zarten Larve ab, aus der er sich entwickelt hat! Während im Verlauf seiner Entwicklung die Skelettmassen in ihm zunahmen, zwangen sie ihn zum Boden; gleichzeitig entwickelte sich auch die Form des Tieres in Anpassung an den Boden. Scharf unterschied sich allmählich die Oberseite von der Unterseite, welch letztere schrittweise die notwendigen Veränderungen erfuhr, die es dem Tier ermöglichten, sich dem Boden anzuschmiegen, auf ihm zu laufen, usw.

Sehr charakteristische Vertreter des Benthos finden wir im Stamm der Mollusken. Alle Muscheln sind benthonische Tiere; einige wenige Formen unter ihnen sind sessil, die meisten gehören dem vagilen Benthos an. Allerdings haben die Muscheln nicht die Fähigkeit zu rascher Bewegung. Sie kriechen nur langsam und träge dahin; die Plumpheit ihres Baues und die Schwere ihrer Schalen verhindert eine ausgiebige Beweglichkeit. Oft bewohnen sie Löcher im Boden, die sie kaum während ihres Lebens verlassen (Abb. 669). Nur wenige Formen führen mit Hilfe ihres Fußes sprungähnliche Bewegungen aus, kaum einige können durch das Zusammenklappen ihrer Schalen, sich zu kurzen nektonischen Ausflügen in das freie Wasser erheben, wie z. B. Lima hians L. Ähnliches gilt für die Schnecken.

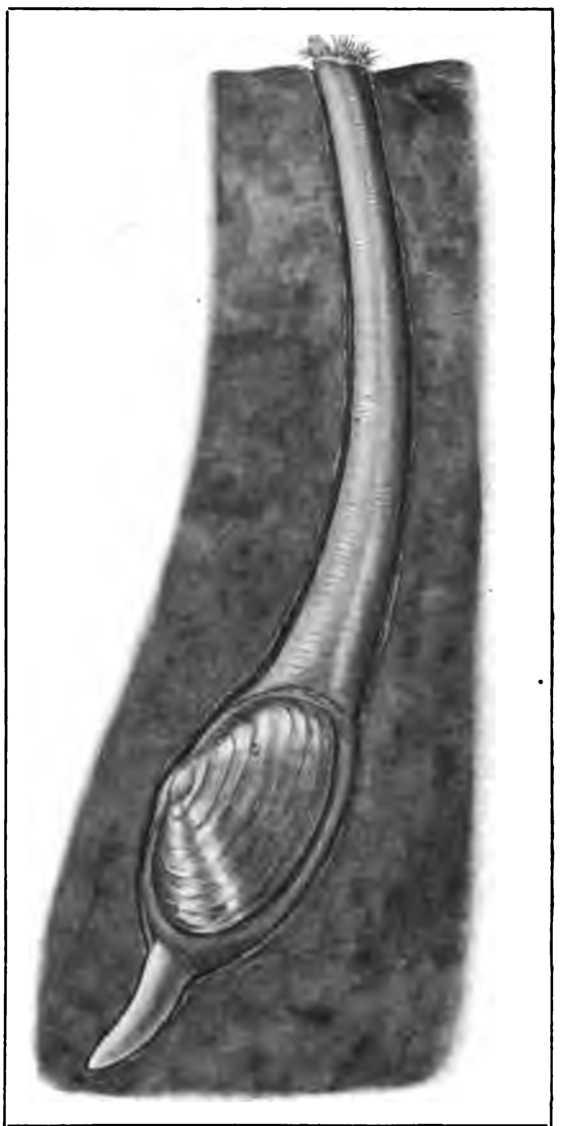


Abb. 669. Mya arenaria L. Bis auf das Ende der Siphonenröhre im Sand eingegrabene Muschel. Verkl. $^{1}/_{2}$. Orig. nach der Natur.

Die Mehrzahl derselben kriecht auf einer Unterlage. Es haben sich allerdings einige Schneckengruppen in einer vollkommenen Weise an das planktonische Leben angepaßt. Dagegen gibt es kaum einige Schnecken, welche zum nektonischen Benthos gehören. Die Tintenfische haben im Gegensatz hierzu keine ausgesprochen benthonischen Vertreter; die dekapoden Cephalopoden, so z. B. die Arten von Loligo und Sepia, führen ein vorwiegend planktonisches Leben. Die Oktopoden leben zwar am Grunde, zeigen aber eine wohlentwickelte Schwimmfähigkeit, von der sie bei der Jagd ausgiebigen Gebrauch machen.

Die Krebstiere umfassen Formen aus allen Lebensbezirken; innerhalb der Gruppe finden sich auch eine Unmenge von Übergängen in der Anpassung an die verschiedenen Lebensweisen. In fast allen Gruppen der Krebse finden wir sowohl benthonische als auch

planktonische Arten und Übergangsformen zwischen ihnen. Ich erinnere nur an die bald an den Boden gebundenen, bald planktonisch lebenden Ostrakoden: noch höher als die letzteren sind oft die Cladoceren an das planktonische Leben angepaßt, während eine geringere Anzahl von ihnen dem nektonischen Benthos angehört. Die Rankenfüßler oder Cirripedia bieten uns sogar das Beispiel festgewachsener Krebstiere. Während die Asseln, so z. B. unsere gewöhnliche Wasserassel, zum nektonischen Benthos zu rechnen sind, finden wir unter den Flohkrebsen viele planktonische Formen. Am interessantesten ist die Anpassung an die verschiedenen Lebensbezirke bei den höchststehenden Krebsen zu verfolgen. Unter den Dekapoden gibt es Formen, welche vollkommen an den Boden gefesselt sind, wie z. B. die Dreieckskrabben (Oxyrrhyncha), die Dromiiden, die Catometopa und überhaupt die Mehrzahl der Krabben, ferner alle Einsiedlerkrebse (Paguriden), sowie die großen Krebse aus der Verwandtschaft der Hummer und Langusten. Vielfach mit ihnen gemeinsam leben Arten, welche Schwimmwerkzeuge besitzen und in den Stand gesetzt sind, den Boden zu längeren oder kürzeren Exkursionen zu verlassen; hierher gehören viele Garnelen und unter den Krabben die Schwimmkrabben (Portunidae). Letztere sehen mit ihrem abgeflachten Körper und ihren Ruderfüßen ganz anders aus als die stelzbeinigen Bodenkrabben. Viele Garnelen kommen im freien Wasser vor, in dem ein Teil von ihnen sich relativ rasch fortzubewegen vermag, während ein anderer Teil zu den echten Schwebtieren gehört. Auch unter den **Fischen** finden wir sämtliche vier Gruppen biologischer Anpassungen vertreten, wenn auch echte Bodentiere unter ihnen sehr selten sind. Selbst solche Formen, welche wie die Rochen unter den Haien und wie die Schollen in ihrem abgeflachten Körper eine sehr weitgehende Anpassung an das Leben am Meeresboden zeigen, haben immerhin noch die Fähigkeit bewahrt, im Wasser zu schwimmen, müssen aber stets nach einiger Zeit wieder auf das Substrat zurückkehren. Die Mehrzahl der Fische gehört zum nektonischen Plankton, doch gibt es auch eine nicht geringe Zahl von planktonischen Fischen. Ich erinnere nur an die Bandfische (Taeniopteryx), an die Aallarven usw.

Die Bodentiere sind in ihrem ganzen Leben sehr von dem Untergrund, auf welchem sie vorkommen, abhängig. Die Beschaffenheit des Untergrundes bedingt das Vorkommen ganz bestimmter Pflanzen und ganz bestimmter Tiere; sie alle zusammen bilden eine Biocönose, indem sie ebenso wie von ihrer unbelebten Umgebung so auch gegenseitig voneinander beeinflußt werden. Man bezeichnet im allgemeinen mit einem der Geologie entnommenen Ausdruck die auf bestimmtem Untergrund vorkommenden Lebensgemeinschaften von Organismen als **Fazies**. Die wichtigsten derselben, welche wir im Meer zu unterscheiden haben, sind folgende: 1. die Fazies des Felsengrunds, 2. Geröllgrund, 3. Sand, 4. Schlamm, 5. Schlick, 6. Tiefseeschlamm. Zu diesen hauptsächlich durch die mineralischen Bestandteile bedingten Fazies kommen die biologischen Fazies, welche vor allem durch bestimmte sie bildende Organismen charakterisiert sind Es sind dies die Fazies: 7. der Korallenriffe, 8. der Röhrenwurmbänke, 9. der Muschelbänke und 10. der Algenwiesen.

Es würde viel zu weit führen, wenn wir alle Anpassungen, welche

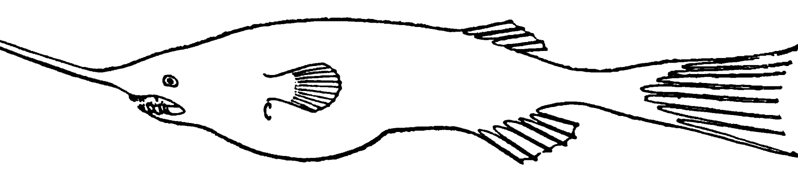


Abb. 670. Gigantactis vanhöffeni Brauer. Fischart aus dem intermediären Plankton. Nach Brauer. Aus Steuer, Planktonkunde

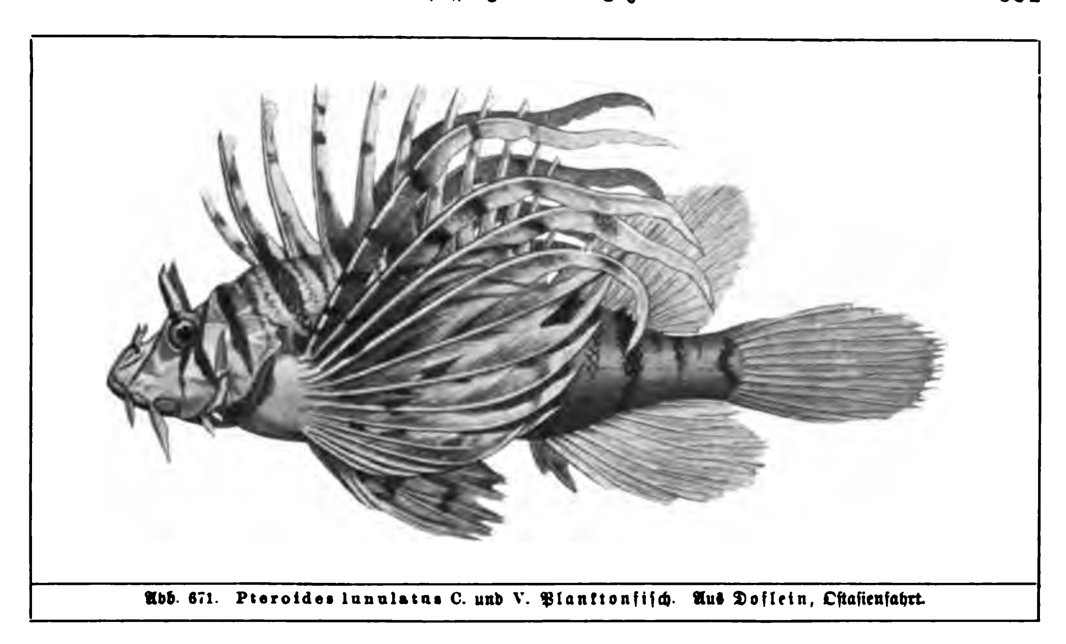


Abb. 671. Pteroides lunulatus C. und V. Planktonfisch. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

die typischen Bewohner dieser einzelnen Fazies auszeichnen, hier besprechen wollten. Auch ist vielfach der Einfluß der Fazies auf die Tiere nicht genügend untersucht. Immerhin können wir auf einige solcher Anpassungen hinweisen. Früher schon haben wir ja (S. 235) die Anpassungen von Sand- und Schlammbewohnern besprochen. Tiere aus den verschiedensten Gruppen bekommen unter dem Einfluß der Fazies eine gewisse Ähnlichkeit. So finden wir auch bei den Krebstieren aus den verschiedensten Ordnungen, wenn sie auf Algenwiesen vorkommen, Klammerorgane an den Extremitäten, welche sie zum Klettern auf den Meerespflanzen befähigen. Ganz ähnlich sind die Bewohner mancher Korallenbänke organisiert. Die mineralischen Bestandteile der verschiedenen Fazies können in verschiedenen Mengenverhältnissen miteinander kombiniert sein. Dies hat oft einen entscheidenden Einfluß auf die Tiere, welche die betreffende Fazies bewohnen. So nehmen z. B. Korallen, welche auf klares sauerstoffreiches Wasser angewiesen sind, auf Schlammgrund eigenartig abgeänderte Wachstumsformen an. Gravier hat das z. B. bei Arten der Gattung Siderastraea Blainv. im Golf von Guinea nachgewiesen. Bei S. Tomé kommen Siderastraea radians (Pall.) und S. siderea (Ellis und Solander) in schlammigem Wasser vor und bilden da Wachstumsformen, welche stark von den großen, schönen Exemplaren des klaren Riffwassers abweichen. Sie sind klein, die Polypen stehen dicht, haben andere Form und Dimensionen, kurz sind Kümmerformen.

Tiere des **Planktons** gibt es im Süßwasser wie im Meer. Wir haben als Planktontiere die Schwebtiere des flüssigen Mediums bezeichnet. Eine genauere Definition lautet dahin, daß wir als Plankton die Gesamtheit der Lebewesen zusammenfassen, welche im Wasser ohne Berührung mit dem Substrat leben, und für welche die Berührung mit dem Substrat, also das Niedersinken auf den Grund, direkt verderblich ist. Planktonorganismen, Pflanzen und Tiere, gibt es vor allem in den oberflächlichen Schichten der Gewässer; aber speziell planktonische **Tiere** kommen in allen Schichten des Wassers vor, von der Oberfläche bis in die Nachbarschaft des Grundes. Wir haben in früheren Kapiteln schon erfahren, daß entsprechend der Entwicklung pflanzlicher Planktonorganismen die Menge der Planktontiere in den vom Sonnenlicht durchstrahlten oberflächlichen Schichten besonders groß ist. Mit der

Abnahme des Lichtes wird die Zahl der als Nahrung dienenden Planktonpflanzen und damit die Zahl der Arten und Individuen von Planktontieren kleiner. Wir bezeichnen das Plankton der Schichten unterhalb der Oberfläche, welche sich durch Tausende von Metern bis in die Nähe des Bodens der Ozeane erstrecken können, zum Unterschied vom Oberflächenplankton als **intermediäres Plankton**. Wir werden später sehen, daß auch das intermediäre Plankton oder die **bathypelagischen** Tiere (vgl. Taf. XVII) je nach den Mengen des in die Tiefe eindringenden Lichtes sich in verschiedene Gruppen einteilen lassen, die gesonderte Regionen bewohnen.

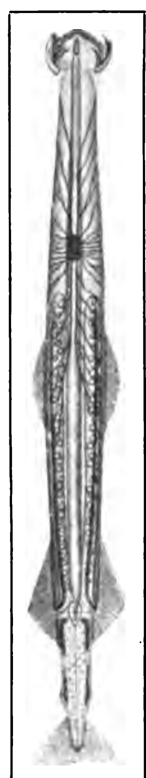


Abb. 672. **Sagitta hexaptera** d'Orb. Typus eines schnellschwimmenden Angehörigen des nektonischen Planktons. Vergr. 1/10. Nach O. Hertwig. Aus Steuer, Planktonkunde.

In welcher Weise die Planktontiere im Wasser sich schwebend erhalten, ist im I. Bd. S. 167 ff. schon erörtert worden. Es wurde hervorgehoben, daß bald Verringerung des Übergewichts durch Einlagerung von leichten Substanzen im Körper, bald Vermehrung des Formwiderstands durch Abflachung und Verbreiterung des Körpers, Anbringung von Schwebflächen und Schwebstangen die Schwebfähigkeit der Planktontiere erhöht. Alle Planktontiere haben einen regulär ausbalancierten Körper, indem jeweils Erhöhung des Gewichts einer Körperhälfte durch Gegengewicht an der andern kompensiert wird.

Durch die Gewichtsverteilung kehren viele Planktontiere nach einer Störung des Gleichgewichts automatisch in ihre Normalstellung zurück. Andere vermögen durch ganz geringe Bewegungen der Schwimmorgane die Gleichgewichtslage wieder einzunehmen. Damit im Zusammenhang sehen wir bei beweglichen Planktontieren stets wohlausgebildete Gleichgewichtssinnesorgane. Im 1. Band dieses Werkes sind die Statozysten ausführlich besprochen worden; dabei haben wir sowohl kugelige und symmetrische als unsymmetrische Statozysten kennen gelernt. Die Gleichgewichtssinnesorgane der Planktontiere sind nun stets kugelig oder doch vollkommen symmetrisch gebaut, da bei ihnen nur sehr einförmige Einwirkungen in Betracht kommen.

Die typischen Planktontiere haben eine geringe Eigenbeweglichkeit. Viele unter ihnen führen sogar überhaupt keine aktiven Bewegungen aus. Sie alle, selbst diejenigen, welche eine ziemlich beträchtliche Eigenbeweglichkeit besitzen, unterliegen in ihrer Verbreitung dem Einfluß der Strömungen. Die Meeresströmungen tragen die pelagische Tierwelt über weite Gebiete des Ozeans. Im Bereich eines warmen oder kalten Meeresstroms, also z. B. des Golfstroms, des Kurosiwo oder der Grönlandströmung, findet sich oft über sehr viele Breitegrade hin dieselbe pelagische Tierwelt. Die weiten Wanderungen, welche auch die Larven vieler Meerestiere mit den Strömungen mitmachen, trägt vielfach dazu bei, die Faunen weitentlegener Gegenden untereinander ähnlich zu machen.

In dem gleichen Lebensbezirk, in welchem wir die typischen Planktontiere mit ihrer geringen Eigenbeweglichkeit finden, kommen auch Tiere vor, welche ganz ähnliche Anpassungen wie die echten Planktontiere aufweisen, die aber eine weit größere Eigenbeweglichkeit besitzen. Es sind das manche Würmer, Tintenfische, höhere Krebse und vor allem Wirbeltiere, so Haie, Knochenfische und Wale. Alle die Formen, an welche ich hier denke, sind ebenso an das Leben im freien Wasser angepaßt wie die früher behandelten Schwebformen. Sie können sich ohne starke Bewegung in einem Horizont des Wassers erhalten, ohne zu Boden zu sinken. Wie für jene Tiere so ist auch für sie die Berührung mit dem festen

Boden verderblich oder doch gefährlich. Aber sie sind kräftige Schwimmer, welche manchmal sogar den Meeresströmungen entgegenzuschwimmen vermögen. So finden wir denn bei ihnen Gestalten ausgebildet, welche in ihrem Umriß uns deutlich erkennen lassen, daß es sich um aktiv bewegliche, rasch das Wasser durchschneidende Tiere handeln muß. Diese schnellbeweglichen Planktontiere unterscheiden wir als **nektonisches** oder **Schwimmplankton** von dem eigentlichen oder **Schwebeplankton**.



Abb. 673. Junge Spinne (Tetragnatha extensa) vor dem Abflug Fäden aus den Spinnwarzen ausstoßend. Nach Mc. Cook.

Vergleichen wir die Anpassungen der **Lufttiere** an ihr Medium mit denjenigen der Wassertiere, so finden wir manche Übereinstimmungen. Ein wichtiger Unterschied tritt uns aber sofort entgegen. Das viel größere spezifische Gewicht, welches die Substanzen der Tierkörper in der Luft haben, schließt die Existenz von Schwebetieren fast vollkommen aus. Ein Plankton, wie im Wasser, gibt es in der Luft nicht. Lufttiere, welche vom Boden oder einem anderen festen Substrat vollkommen unabhängig wären, sind nicht bekannt. Immerhin gibt es Tiere, welche einen großen Teil ihres Lebens in der Luft zubringen; dabei müssen sie aber stets in Bewegung sein. Man kann sie also nur in einem übertragenen Sinn mit dem Nekton des Meeres vergleichen; denn keines unter ihnen vermag dauernd ohne Kraftleistung in der Luft zu schweben.

Schwebformen können wir bei luftbewohnenden Tieren aber dennoch konstatieren. Wie wir schon früher gehört haben, sind die Dauerstadien und Eier mancher Bewohner ausaustrocknender Gewässer und mancher Parasiten auf die Verbreitung durch den Wind angewiesen. Hie und da sehen wir auf der Oberfläche solcher Formen, so z. B. bei Rotatorieneiern, Fortsätze ausgebildet, welche ähnlich wie die bekannten Bildungen an Pflanzensamen das Schweben im Wind erleichtern mögen. Eigentliche Schwebstadien finden sich merkwürdigerweise nur in einer einzigen Gruppe von Landtieren, und zwar in einer ziemlich hochstehenden. Es sind dies die Spinnen, bei denen selbst Formen, welche zum Fangen ihrer Beute keine Netze bauen, die Fähigkeit Sekretfäden zu spinnen ausnützen, um in der Luft schwebend Reisen auszuführen. Besonders im Herbst sieht man oft junge Spinnen aus allen möglichen Gattungen Bäume, Pfähle, Zäune, hochragende Pflanzen, kurz alle möglichen über den Boden sich erhebenden Gegenstände besteigen und auf ihnen sehr merkwürdige Bewegungen ausführen. Sie pflegen den Hinterleib hoch in die Luft zu strecken und aus den Spinndrüsen plötzlich lange Fäden hervorzuschießen (Abb. 673). Bei dem leichten Wind, der an den Herbsttagen bei schönem Wetter zu herrschen pflegt, beginnen diese Seidenfäden wie Wimpel zu flattern. Mit einmal — bei einem günstigen Windstoß — läßt die kleine Spinne die Unterlage los, auf der sie bis dahin saß und wird vom Winde entführt.



Abb. 674. Sagra splendida. Schlecht fliegender, schwerer Käfer. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

Der Faden, den sie ausgestoßen hat, genügt um solange der Wind weht, und vor allem, wenn warme Strömungen vom Boden aufsteigen, ihren leichten Körper schwebend zu erhalten. So reisen an schönen Herbsttagen Millionen von kleinen Spinnen durch die Luft, der sogenannte Altweibersommer. Sie stellen wirklich sozusagen ein Plankton der Luft dar; ebenso wie die Larven der Meerestiere werden sie durch die Luftströmungen weit vertragen und sorgen in dieser Weise für die Ausbreitung der Art.

Der lange Faden, den sie als Schwebseil ausgesendet haben, erinnert uns ohne weiteres an manche der Schwebevorrichtungen, welche wir bei den Planktontieren des Wassers kennen gelernt haben. Tatsächlich können wir auch für die Lufttiere eine ähnliche Formel aufstellen, wie wir sie für die Planktontiere auf S. 168 des I. Bands gegeben haben. Nur ist bei den Luftbewohnern die Sinkgeschwindigkeit stets größer als eins. Allerdings finden wir auch bei den Lufttieren vielerlei Einrichtungen, welche auf die Verminderung des Gewichtes abzielen. Der Vergleich des Körpergewichtes eines fliegenden Insektes, also z. B. einer Fliege oder eines Schmetterlinges mit einem an die Erde gebundenen Käfer oder einer Heuschrecke belehrt uns ohne weiteres hierüber. Auch können wir feststellen, daß die guten Flieger stets einen viel leichteren Körper haben als solche Formen, welche nur gelegentlich und mangelhaft fliegen. Gute Beispiele hierfür liefert uns die Gruppe der Käfer; unter den Laufkäfern und ihren Verwandten sind z. B. die gut und gewandt fliegenden Sandlaufkäfer (Cicindelidae) geradezu federleicht, während Goldlaufkäfer und ähnliche Formen, welche überhaupt nicht fliegen, erheblich mehr wiegen. Fassen wir je einen solchen Käfer zwischen unsere Finger, so genügt ein leichter Druck, um uns zu überzeugen, daß die gutfliegenden Insekten ein viel zarteres Skelett besitzen als die Bodenformen. Bei den guten Fliegern enthält der Körper im Innern des von der Skelettkapsel umschlossenen Raumes nicht nur schwere Gewebebestandteile, sondern er umschließt auch das Gewicht im Verhältnis zur Körperoberfläche erheblich herabsetzende Lufträume, vor allem große Blasen im Tracheensystem. In analoger Weise ist bei dem einzigen anderen Stamm des Tierreiches, welcher wie die Insekten in der Luft mit voller Freiheit sich bewegende Formen hervorgebracht hat, bei den Wirbeltieren für die relative Verringerung des Körpergewichtes gesorgt. Unter ihnen sind die Vögel am höchsten an das Leben in der Luft angepaßt. Bei diesen haben auch die besten Flieger das leichteste Skelett. Im ersten Bande wurde schon die Pneumatizität der Vogelknochen und die Ausbildung der Luftsäcke besprochen, welche so sehr dazu beitragen, das Gewicht des Vogelkörpers zu verringern, ohne daß dadurch die statischen und mechanischen Leistungen des Skelettes beeinträchtigt würden. Damals schon wurde auseinandergesetzt,

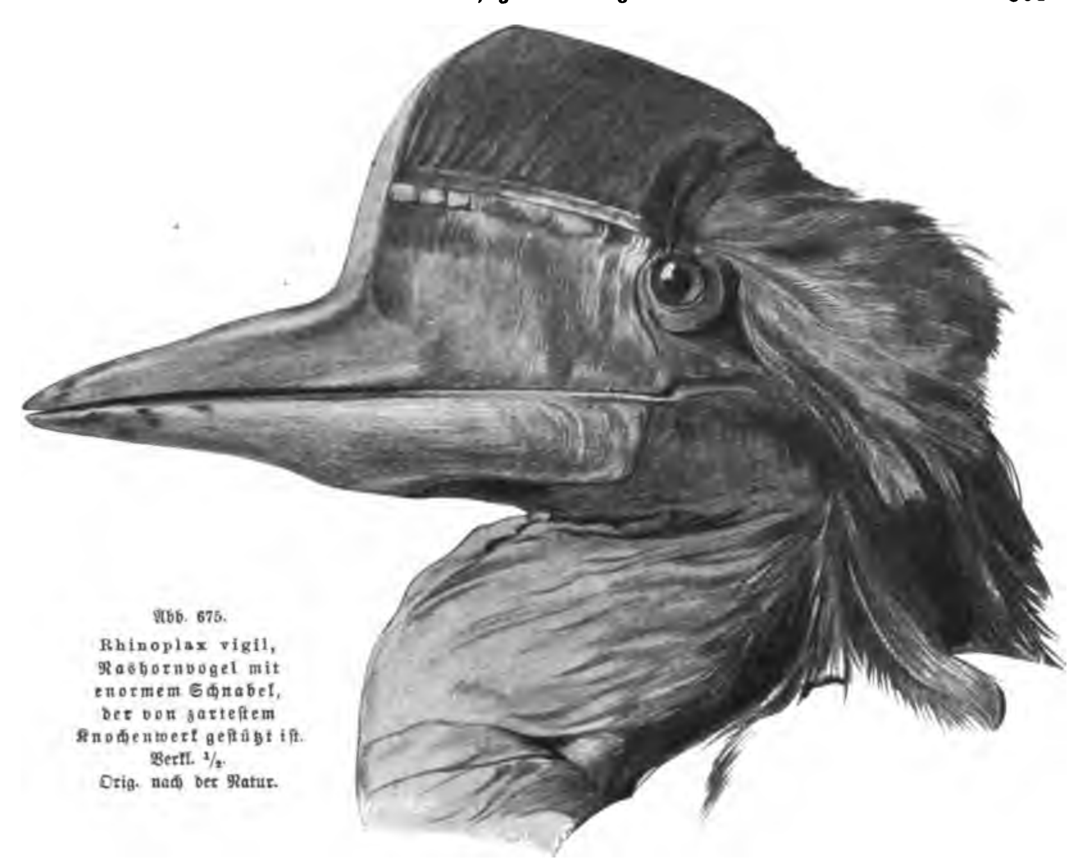


Abb. 675. Rhinoplax vigil, Nashornvogel mit enormem Schnabel, der von zartestem Knochenwerk gestützt ist. Verkl. 1/2. Orig. nach der Natur.

welche Fülle von Anpassungen zusammenwirkt, um den Körper der Vögel leicht zu machen und leicht zu erhalten. Nicht den kleinsten Anteil hat an der Erreichung dieses Zieles die Bedeckung des Vogelkörpers mit Federn, deren Starrheit, Leichtigkeit und Festigkeit es dem Vogel ermöglicht, bei ganz geringem Körpergewicht eine große Flächenentfaltung, also einen bedeutenden Formwiderstand zu erzielen. Beides, Verringerung des Gewichtes und Vermehrung des Formwiderstandes, wird bei den fliegenden Säugetieren, den Fledermäusen, auf einem ganz anderen Wege erzielt. Bei ihnen sind die Knochen auch relativ leicht. Diese Leichtigkeit ist aber nicht durch einen lockeren Bau bei verhältnißmäßig großem Volumen, wie bei den Vögeln, sondern dadurch erzielt, daß die sehr dünnen Knochen aus einer Substanz von geradezu metallischer Festigkeit und Elastizität bestehen. Die Flugflächen sind aus ganz dünnen Häuten gebildet, welche bei relativ geringem Gewicht einen großen Formwiderstand herbeiführen. Und doch welch unvollkommene Flieger sind die Fledermäuse, verglichen mit den wahren Beherrschern der Lüfte, den mit verhältnismäßig geringer Kraftentfaltung so ungeheuer ausdauernd fliegenden Vögeln!

Vergleichen wir fliegende Tiere von verschiedenen Flugfähigkeiten, so können wir bei ihnen sehr interessante Verschiedenheiten in der Herbeiführung des Formwiderstandes konstatieren. Abplattung von Körperteilen und dadurch herbeigeführte Bildung breiter Schweb- und Flugflächen sind fast stets Kennzeichen von Flugtieren. Je breiter die Flächen entwickelt sind, um so mehr eignet sich das betreffende Tier zum Schweben, d. h. zu einem mehr oder minder lang andauernden, ohne Kraftleistung erhaltenen Aufenthalt in der Luft. Die breiten Flügel der Schmetterlinge machen diese Tiere viel geeigneter zum Schweben als

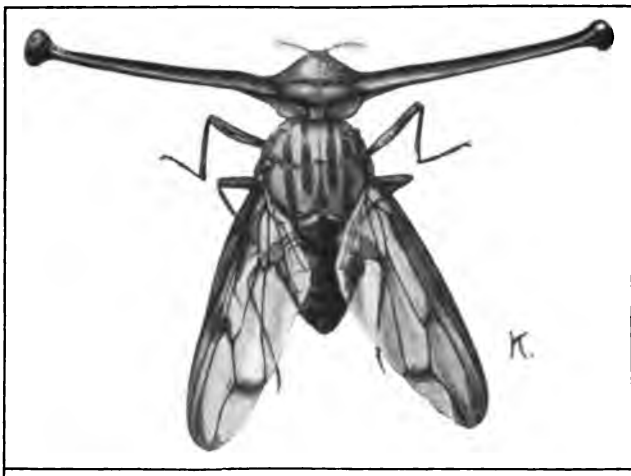


Abb. 676. Achias longivisus, Fliege mit gestielten Augen (aus Neu-Guinea). Vergr. 4 mal. Orig. nach der Natur.

etwa Dipteren oder Hymenopteren, welche durch eine Menge von Flügelschlägen das kompensieren müssen, was ihnen an Breite der Flügel fehlt. Auch unter den Schmetterlingen selbst sehen wir die breitflügeligen Tagschmetterlinge viel stolzer durch die Luft schweben als etwa Schwärmer, Eulen und Spanner mit den vielfach viel schmäleren Flügeln. Wie prachtvoll durchzieht ein großer tropischer Papilio oder eine der riesenhaften Spinnerarten die Luft. Auch bei den Vögeln bewirkt Verbreiterung oder jeweils nach der Bewegungsweise die Form der von Flügeln und Schwanzfedern gebildeten Tragflächen eine Erhöhung der Schwebfähigkeit. Die Oberfläche der Flügel ist bei den zum Segelflug und zum Schweben befähigten Raubvögeln und Albatrossen viel ausgedehnter und ganz anders geformt als bei einem schlecht im Flatterflug fliegenden Huhn oder einer Taube; noch geringer ist die Flügelfläche bei den vor allem auf schwirrenden Flug angewiesenen Kolibris oder den Schwalben und Seglern. Wie bei den Insekten so muß auch bei den Vögeln, je kleiner die Flügel sind, um so mehr aktive Betätigung durch Flügelschlagen beim Schwirren, Rütteln und Flattern aufgeboten werden.

Genau so wie bei den Schwebtieren des Wassers, finden wir auch bei allen Tieren, welche sich eine Zeitlang in der Luft schwebend erhalten können, Balanciereinrichtungen zum Ausgleich des Gewichtes der einzelnen Körperteile. Unter den Insekten gibt es Schwebformen, die wohl jeder von uns schon an stillen Sommerabenden beobachtet hat. Die Schnaken und vor allem die langbeinigen Kohlschnaken aus der Gattung Tipula und ihre Verwandten strecken beim Flug ihre enorm verlängerten Beine starr vom Körper ab. Diese Langbeinigkeit müssen wir auch als Mittel zur Erhöhung des Formwiderstandes bezeichnen. Nach meiner Ansicht ist auch die merkwürdige Verlängerung der Seiten des Kopfes, durch welche bei manchen Fliegen die Augen auf lange Stiele verlagert werden, eine solche Balanciereinrichtung. Schon das geringe Gewicht des Körpers weist uns darauf hin, daß die Fliegen aus der Gattung Achias und Diopsis gute Flieger sind. Bei Diopsis, welche ich selbst auf Waldlichtungen in Ceylon beobachten konnte, habe ich gesehen, daß es sich sogar um schwebende Formen handelt. Trotz der schmalen Flügel können also diese Dipteren in schönen Bögen schwebend die Luft durchziehen, ohne auf einen Schwirrflug angewiesen zu sein, wie ihn z. B. die Schwebfliegen (Syrphidae) ausführen. Je mehr ein Tier Schwebform ist, um so mehr sehen wir solche Balanceorgane über die Kontur des Tieres herausragen, je mehr es ein Schnellflieger ist, um so glatter ist sein Umriß. Die eigentümlichen Formen der Fühler mancher Insekten, die Fortsätze an Kopf und Brust von Käfern, die Körperverbreiterungen der flügellosen Larven von Mantiden (z. B. Hymenopus), die schwanzförmigen Fortsätze an den Flügeln der Papilio-Arten stehen sicher vielfach in Beziehung zur Form des Fluges, zur Art der Gleichgewichtshaltung und vor allem zur Erzielung des Schwebefluges.

Vielfach mag auch für die eigentümlichen Schwanz- und Flügelformen der Vögel eine

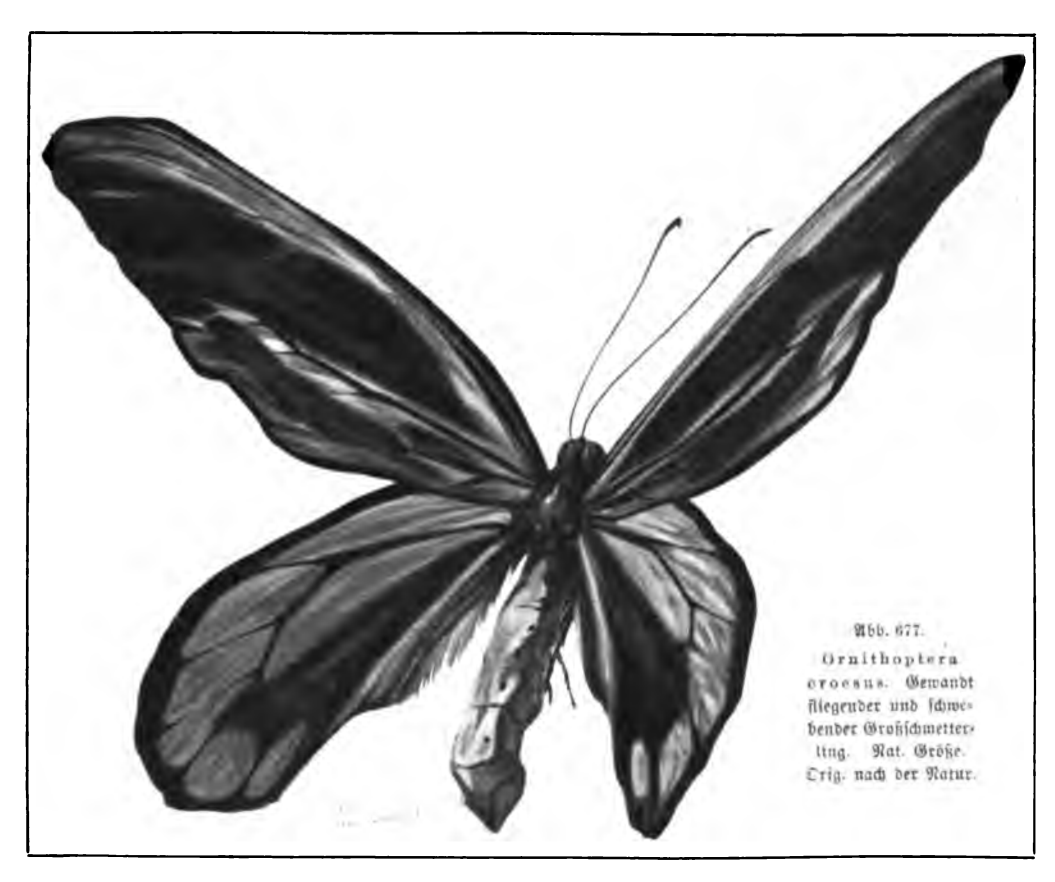


Abb. 677. Ornithoptera croesus. Gewandt fliegender und schwebender Großschmetterling. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

ähnliche Erklärung heranzuziehen sein. Der gespaltene Schwanz der Schwalben, Seeschwalben, Milane, mancher Möven, die sehr verlängerten Schwanzfedern der Tropikvögel, die eigentümlichen bandförmigen Federn der Paradieswitwen und anderer Vogelarten mögen in diesem Sinne zu deuten sein. Jedenfalls sehen wir bei den Vögeln wie bei den Insekten die Form des Fluges von der Beschaffenheit und dem Umriß der Tragflächen und Balanceorgane in hohem Maße abhängen.

In entsprechender Weise, wie wir das bei den bodenbewohnenden Wassertieren erwähnten, finden wir auch die Bodentiere des Landes von der **Fazies** abhängig. Wir unterscheiden als Fazies, bei welchen die mineralischen Bestandteile dominieren, 1. Felsen, wobei wir die Felsen der Ebene von den Felsengebirgen zu trennen haben, 2. Geröllboden, 3. Sandboden, 4. Erde (Ton, Humus, getrockneter Schlamm usw.), 5. Moor, Sumpf- und Schlammboden, 6. Eis. Dazu kommen wiederum die biologischen Fazies, und zwar 7. Steppe, 8. Prärie (Grasland), 9. Buschland, 10. trockener Wald, 11. Sumpfwald, 12. laubabwerfender Wald, 13. immergrüner Wald, 14. Regenwald der Tropen. Die Fülle der Anpassungen an diese verschiedenen Fazies ist unübersehbar. Auch hier sehen wir die Härte und sonstige Beschaffenheit des Untergrundes eine wesentliche Rolle spielen. Das bringt es mit sich, daß z. B. in der Ausgestaltung der Beine, Tiere des Felsengebirges ähnliche Anpassungen zeigen wie die Steppentiere. Bei den Huftieren beobachten wir speziell unter den Steppenbewohnern eine Verringerung der Fläche, mit welcher die Tiere den Boden berühren. Zu den Steppentieren gehören viele hüpfende Formen mit verlängerten Hinterbeinen, wie Känguruhs, Springnager (Dipus usw.), springende Insektenfresser (Macroscelididae). Die



Abb. 678.
Petaurus sciureus, Flugbeutler

bestangepaßten raschen Läufer unter den Steppentieren sind entweder Einhufer oder Zweihufer. Sie berühren nur mit den vom Huf umkleideten äußersten Fingerspitzen bei ihrem raschen Lauf den Boden, während Huftiere, welche feuchten Wald oder Sumpfland bewohnen, so z. B. Elch, Rentier und Okapi, Tapir, Sumpfantilopen mit viel breiterer Fläche den Boden berühren; das gleiche gilt auch für die an Sandboden angepaßten Formen. Den Sumpfsäugetieren schließen sich die Sumpfvögel mit ihren Stelzbeinen und zum Teil sehr langen Zehen an. Ebenso charakteristische Anpassungen treten uns bei den Tieren großer Waldgebiete entgegen, vor allem dann, wenn sumpfige Beschaffenheit des Bodens, häufige Überschwemmungen und Lichtmangel in der Tiefe des Waldes die Bodenbewohner in die Baumkronen hinauftreiben. Ausgedehnte Waldgebiete dieser Art finden sich im tropischen Afrika, in Südostasien und vor allem in Südamerika. Schon Bates hat mit Erstaunen wahrgenommen, daß aus allen möglichen Gruppen von Tieren in Amazonien Baumbewohner entstanden sind. So finden wir in Brasilien unter den Insekten eine Menge von Formen dauernd in den Kronen der Bäume, die wir dort niemals vermuten würden. Viele Heuschrecken, Ameisenarten und vor allem eine Fülle von Käfern hat sich an das Leben auf den Bäumen angepaßt. Wir sind gewohnt uns die Laufkäfer als typische Bodentiere vorzustellen. Die Odontocheilidae sind eine Gruppe der Cicindeliden, welche in ausgesprochener Weise an das Baumleben angepaßt sind und fast ausschließlich das tropisch südamerikanische Waldland bewohnen. Diese Insekten sind nicht nur in ihrer Ernährung durch das Baumleben beeinflußt, sie bauen auch andere Wohnungen, haben eigentümliche Abänderungen der Fortpflanzungserscheinungen aufzuweisen und sind vor allem durch besondere Klammer- und Kletterwerkzeuge für den Aufenthalt auf Ästen und Blättern geeignet. Dasselbe gilt für die

zahllosen baumbewohnenden Amphibien und Reptilien, also für die Baumfrösche, die Gekkonen und anderen Baumeidechsen sowie die Baumschlangen. Allgemein bekannt sind diese Anpassungen bei den baumbewohnenden Säugetieren, den Affen, Halbaffen, Nasenbären, Waschbären, Baumbeutlern. Sie alle sind mit besonderen Greifeinrichtungen an ihren Extremitäten oder mit Wickelschwänzen ausgestattet. Vielfach sind sie zu großen Sprüngen befähigt, wobei der Schwanz oder gar Flughäute ihnen wichtige Dienste leisten. Affen und Eichhörnchen, Baumbeutler und Halbaffen können sich infolge der Anpassung an das Baumleben in der überraschendsten Weise gleichen; ich erinnere nur an die merkwürdigen Übereinstimmungen zwischen Eichhörnchen, Beutelhörnchen (Abb. 678) und dem sogenannten Flughalbaffen (Galeopithecus).

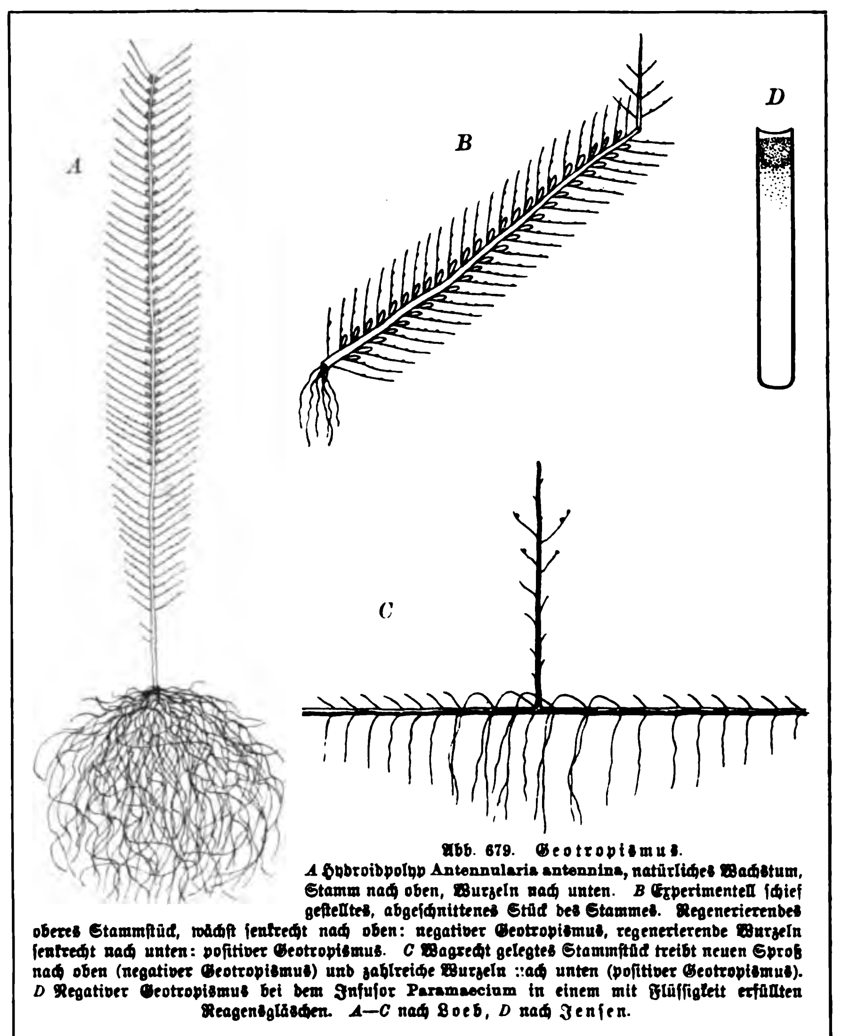


Abb. 679. Geotropismus.
A Hydroidpolyp Antennularia antennina, natürliches Wachstum, Stamm nach oben, Wurzeln nach unten. *B* Experimentell schief gestelltes, abgeschnittenes Stück des Stammes. Regenerierendes oberes Stammstück, wächst senkrecht nach oben: negativer Geotropismus, regenerierende Wurzeln senkrecht nach unten: positiver Geotropismus. *C* Wagrecht gelegtes Stammstück treibt neuen Sproß nach oben (negativer Geotropismus) und zahlreiche Wurzeln nach unten (positiver Geotropismus). *D* Negativer Geotropismus bei dem Infusor Paramaecium in einem mit Flüssigkeit erfüllten Reagensgläschen. *A—C* nach Loeb, *D* nach Jensen.

Die Einstellung zur Richtung der Schwerkraft wird bei den Tieren wie bei den Pflanzen durch eine besondere Form der Reizbarkeit vermittelt. Wir verstehen unter Geotropismus die Fähigkeit vieler Organismen, eine bestimmte Reaktion auf die Einwirkung der Schwerkraft zu zeigen. Sie erfolgt sowohl ohne Vermittlung eines besonderen Sinnesorganes als auch mit Hilfe von Statocysten (vgl. Bd. I S. 619). Die Einstellung ist eine zwangsmäßige und ähnelt sehr jenen Erscheinungen im Pflanzenreich, welche bewirken, daß eine Sproßachse sich aufwärts, eine Wurzelspitze sich abwärts krümmt, wenn sie aus ihrer natürlichen Wachstumsrichtung verlagert werden.

Wir unterscheiden positiven und negativen Geotropismus bei festgewachsenen oder festsitzenden Tieren, je nachdem sie sich entgegen der Schwerkraftsrichtung aufrichten oder

sich ihr entsprechend dem Mittelpunkt der Erde zuwendet. Geotropismus wurde zuerst von Loeb bei Antennularia antennina beschrieben; bei diesem Hydroidpolypen, der normalerweise stets senkrecht in die Höhe wächst, während seine Wurzelausläufer senkrecht nach unten wachsen, stellen sich nach einer Verlagerung des ganzen Stockes die neu zuwachsenden Teile vollkommen in die Richtung der Schwerkraft ein (vgl. Abb. 679 A, B und C). Echter Geotropismus ist auf ungleichmäßiges Wachstum zurückzuführen, indem die eine Seite des betreffenden Organismus stärker wachsend eine Krümmung verursacht. Wir finden ihn hauptsächlich bei festsitzenden Hydroidpolypen, Spongien, Korallen. Ihm sehr ähnlich ist die durch einseitige Kontraktion der Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches verursachte geotropische Einstellung vieler röhrenbewohnender Würmer. Ganz ähnliche durch die Schwerkraft bewirkte Bewegungen finden sich bei Aktinien, Seesternen (Asterina gibbosa) und Holothurien (Cucumaria), also träg beweglichen Tieren; sie haben die Tendenz, an die Oberfläche des Wassers zu kriechen.

Als Geotaxis unterscheidet man unnötigerweise mit einem besonderen Namen die prinzipiell ähnliche Einstellung freibeweglicher Tiere zur Richtung der Schwerkraft. Wir haben sie vorhin als eine typische Eigenschaft der Planktontiere kennen gelernt. Am auffallendsten zeigt sie sich bei Tieren, welche, wie gewisse Infusorien, durch die Einwirkung der Schwerkraft negativ in der Art beeinflußt werden, daß sie immer wieder durch Schwimmbewegungen an die Oberfläche ihres Wohngewässers steigen.

Bei dem Infusor Paramaecium kann man dies leicht durch Versuche mit dem Zentrifugalapparat beweisen; während der Einwirkung der Zentrifugalkraft sammeln sich auch hier die Tiere am oberen Ende des Gefäßes an, während die Wirkung ihrer Schwere sie an dessen Boden zwingen sollte. Während hier eine reine Schwerkraftswirkung vorliegt, scheint die Orientierung zur Senkrechten bei den höheren Tieren auf eine kombinierte Wirkung der Schwerkrafts- und der Lichtsinnesorgane zurückzuführen zu sein. Zerstörung der Statocysten braucht, wenn die Augen intakt sind, Orientierung und Gleichgewichtshaltung des Tieres nicht absolut zu verhindern, was aber der Fall ist, wenn zu gleicher Seite die Organe beider Sinne eliminiert werden.

Mechanische Kräfte bedingen auch die Erscheinungen des Thigmotropismus und der Thigmotaxis (auch Stereotropismus genannt). Die unteren Enden von festgewachsenen Tieren, z. B. das Wurzelgeflecht von Hydroidpolypen, von Schwämmen usw. schmiegt sich der Unterlage an, an der das Tier auf diese Weise festwächst. Auch bei freibeweglichen Tieren kann der Berührungsreiz eine weitgehende Wirkung üben, indem er die betreffenden Individuen an eine Unterlage bannt (z. B. Infusorien). Die Tiere sind dann so lange an den berührten Gegenstand gefesselt, bis ein stärkerer Reiz sie befreit und zu Bewegungen zwingt, die sie von jenem entfernen. Dieser Zwang, den Körper in Berührung mit festen Körpern zu bringen, ist von großer Wichtigkeit bei vielen festgewachsenen Tieren (z. B. Polypen), bei Würmern und lichtscheuen Insekten, welche er veranlaßt, sich in Ritzen und Löcher zu verkriechen (Ameisenköniginnen, Regenwürmer, Nereis usw.). Negativer Stereotropismus ist bei Planktontieren verbreitet, z. B. Kopepoden, vielen Larven; er bewirkt, daß sie den für sie verderblichen Kontakt mit festen Gegenständen vermeiden.

12. Kapitel.

Sonstige Einflüsse des Mediums.

1. Bewegtes und unbewegtes Medium.

Wasser und Luft müssen auf die Organismen einen ganz verschiedenen Einfluß ausüben, je nachdem ob sie diese in unbewegtem Zustand umgeben oder sich mit größerer oder geringerer Geschwindigkeit an ihnen vorbei bewegen. Dieser Einfluß äußert sich besonders auffällig bei den Wassertieren, und zwar in höherem Grade bei den festgewachsenen Formen als bei den freibeweglichen. In der Tiefe des Meeres und der großen Binnenseen führt die Wassermasse nur ganz geringe Bewegungen aus. Es findet zwar auch da ein beständiger Austausch von Stoffen statt, kaltes Wasser sinkt in die Tiefe, warmes steigt auf, Salze und sonstige gelöste Substanzen werden von einer Schicht an die andere abgegeben; aber die hierbei entstehenden Wasserbewegungen sind minimal und üben keine mechanische Wirkung auf die Tierkörper aus. Die Tiere des tiefen Wassers sind Stillwassertiere; der Umstand, daß sie in unbewegtem Wasser leben, beeinflußt ihr äußeres Aussehen mehr als irgend etwas anderes. Die typischen Tiefseetiere können nur in der Tiefsee gedeihen; wenn sie in seichtere Gewässer aufsteigen, so können sie in denselben nur dann dauernd existieren, wenn durch besondere Umstände lokaler Art Wasserbewegung verhindert ist. Es gibt kaum zartere Gebilde als die Schwämme der Tiefsee, die Glasschwämme oder Hexaktinelliden, deren wie aus Glasfäden gesponnenes Skelett uns an Kunstwerke von Menschenhand gemahnt (Abb. 681 u. Taf. XIV). Die wenigen Korallenarten, welche in die Tiefsee hinabsteigen, haben ein viel zarteres Kalkskelett als ihre an der Oberfläche lebenden Verwandten. Außerordentlich zerbrechlich pflegen die Panzer von tiefseebewohnenden Echinodermen, so besonders von Seeigeln zu sein (z. B. von Pourtalesia Abb. 680). Die Krebstiere, welche am Boden des Ozeans hausen, könnten unmöglich in den brandung- und wellenbewegten Schichten der Oberfläche existieren. Ihre langen Beine, ihr ganzer feiner Bau würden sie der Gefahr aussetzen, von jeder Welle zerrissen zu werden. Ja selbst sehr große Formen, wie z. B. die japanische Riesenkrabbe (Kaempfferia kaempfferi d. H., vgl. Abb. 74 S 126), können nur im Stillwasser leben, da jede Wellenbewegung sie umwirft, wovon ich mich selbst an einem Exemplar überzeugen konnte, welches wir in der Tiefe des japanischen Meeres gefischt hatten und tagelang, an einer langen Schnur angebunden, im seichten Wasser beobachteten. Selbst die Fische der Tiefsee sind vielfach durch ein sehr reduziertes Skelett ausgezeichnet; ihre Knochen gleichen oft papierdünnen Blättchen. Das Skelett eines großen Tiefseefisches von 5—10 kg Gewicht wiegt oft nur wenige Gramm. Man kann wohl die hier erwähnten Eigentümlichkeiten der Tiefseetiere zum großen Teil in ihrer Entstehung auf andere Einflüsse als die Unbewegtheit des Wassers zurückführen Der auf den Kalk lösend wirkende Kohlensäure-

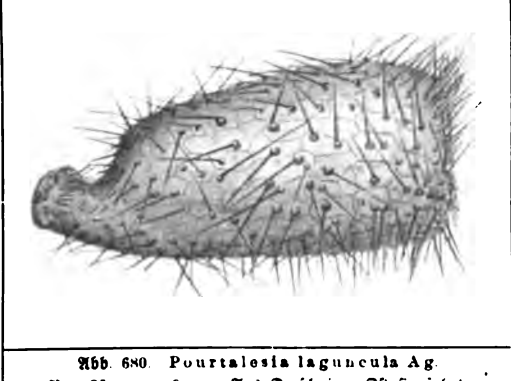


Abb. 680. Pourtalesia laguncula Ag. Nat. Länge ca. 3 cm Aus Doflein, Ostasienfahrt.

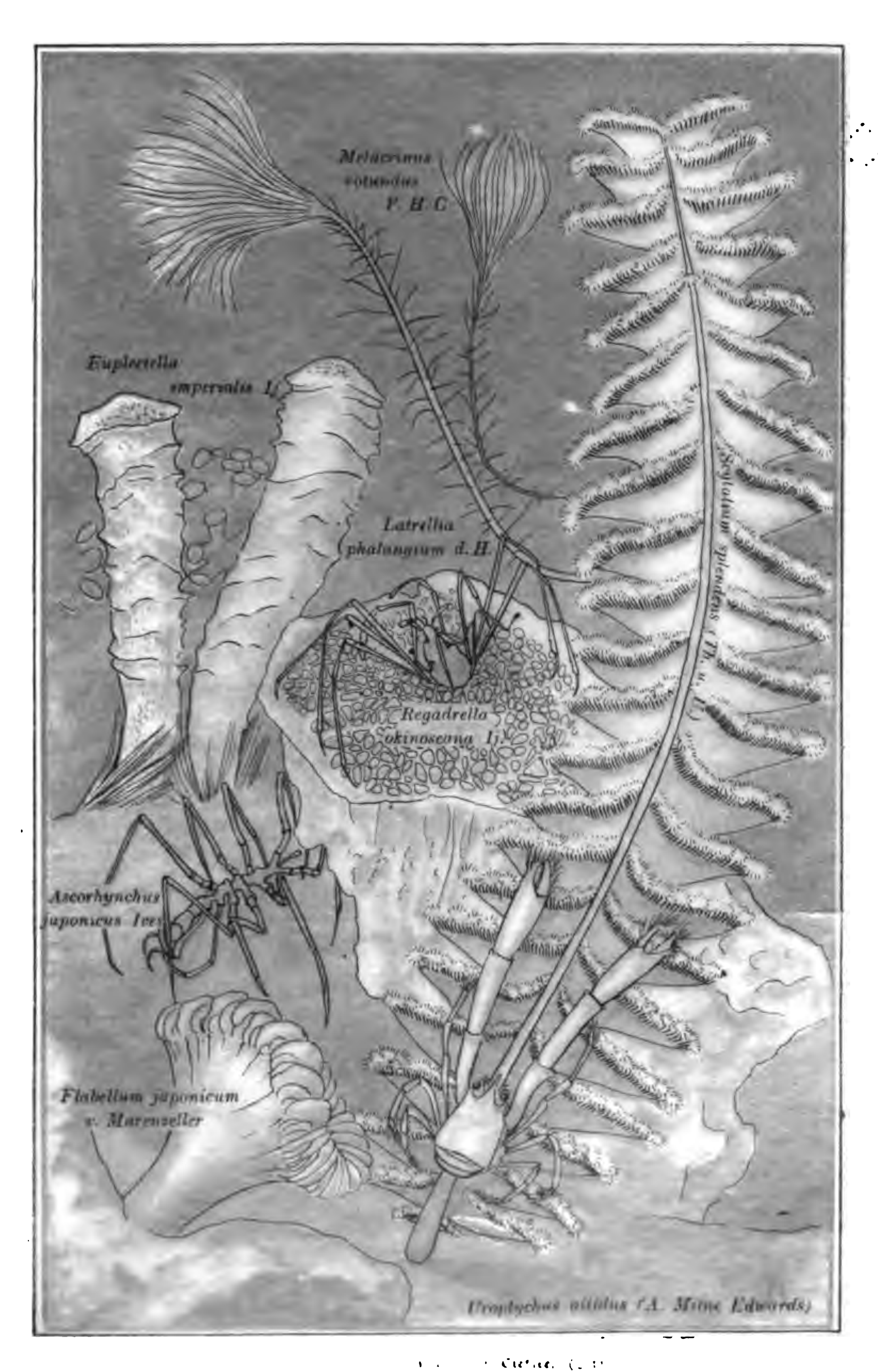


Abb. 681. **Walteria leuckarti Ij.** Glasschwamm. Nat. Höhe 40 cm. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

reichtum des Tiefseewassers und andere chemische Wirkungen mögen da in Betracht kommen. Daß aber Tiere, obwohl sie einen so zarten Bau besitzen, in der Tiefsee überhaupt existieren können, verdanken sie eben der Unbewegtheit des Wassers.

Auch die Planktontiere entbehren vielfach eines Skeletts oder besitzen sehr zarte Skelettbildungen. Die meisten von ihnen sind ja der Wirkung des Wellenschlags entzogen; viele sinken in die Tiefe, in das Stillwasser, sobald die Wellen sich erheben und ihre schaumbedeckten Gipfel sich überschlagen. Solange die Tiere nicht in Gefahr sind, mit der Luft oder dem festen Land in Berührung zu kommen, sind sie in der gleichmäßigen Wasserflut wohl geborgen. Sie bewegen sich im gleichen Sinn mit den Wassermassen, so daß kein Druck und kein Zug auf sie einwirkt. Kommen sie aber der Oberfläche zu nahe, oder werden sie von den Wogen ans Land geworfen, so gehen sie oft zu Millionen zugrunde. Ihr zarter Körper kann der Gewalt, die das bewegte Wasser entfaltet, nicht standhalten.

Es sind ganz besondere Tierformen, welche an das Leben im bewegten Wasser angepaßt sind. Die einzigen Tiere des Meeres, auf welche das bewegte Wasser einen stärkeren Einfluß ausüben kann, sind die Benthostiere der Uferregion. Sie sind zum Teil direkt auf das Leben in den ewig bewegten, sauerstoffreichen Wellen der Strandzone angewiesen. Aber wenn sie am Leben bleiben sollen, wenn die gewaltigen Wogen sich donnernd gegen die Strandfelsen stürzen, so müssen sie mit ganz besonderen Anpassungen ausgerüstet sein. Zunächst muß ihre Körperoberfläche außerordentlich fest sein; so finden wir denn auch die Mollusken der Strandregion mit enorm starken Schalen umkleidet. Es gibt eine Anzahl von Schneckengruppen, welche echte **Brandungstiere** sind. Sie kommen in größter Artenfülle und beträchtlichem Individuenreichtum an Felsen der brandungsreichen Westküste der Kontinente vor, so z. B. an der Westküste von England und Frankreich, und vor allem im Stillen Ozean längs der ganzen amerikanischen Westküste. Plate hat in Chile, ich selbst habe in Kalifornien viele solcher Formen beobachtet. Da gibt es zunächst eine außerordentliche Menge von Arten der Käferschnecken (Chitonidae). Mit ihrem fleischigen Fuß sind diese niederen Schnecken an die Felsen angesaugt, während sie ihre von Panzerplatten bedeckte Oberfläche dem Schwall der Brandung zukehren. Die Form der einzelnen Platten ihrer Körperbedeckung ist aufs beste der Wirkung der Brandungswogen angepaßt. Auch die übrigen Brandungsschnecken


Metacrinus rotundus P. H. C.
Euplectella imperialis I.
Latreillia phalangium d. H.
Regadrella okinoseana I.
Ascorhynchus japonicus Ives
Flabellum japonicum v. Marenzeller
Uroptychus nitidus (A. Milne Edwards)

Zu Tafel XIV.



Abb. 681. Walteria leuckarti Ij. Glasschwamm. Nat. Höhe 40 cm. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

reichtum des Tiefseewassers und andere chemische Wirkungen mögen da in Betracht kommen. Daß aber Tiere, obwohl sie einen so zarten Bau besitzen, in der Tiefsee überhaupt existieren können, verdanken sie eben der Unbewegtheit des Wassers.

Auch die Planktontiere entbehren vielfach eines Skeletts oder besitzen sehr zarte Skelettbildungen. Die meisten von ihnen sind ja der Wirkung des Wellenschlags entzogen; viele sinken in die Tiefe, in das Stillwasser, sobald die Wellen sich erheben und ihre schaumbedeckten Gipfel sich überschlagen. Solange die Tiere nicht in Gefahr sind, mit der Luft oder dem festen Land in Berührung zu kommen, sind sie in der gleichmäßigen Wasserflut wohl geborgen. Sie bewegen sich im gleichen Sinn mit den Wassermassen, so daß kein Druck und kein Zug auf sie einwirkt. Kommen sie aber der Oberfläche zu nahe, oder werden sie von den Wogen ans Land geworfen, so gehen sie oft zu Millionen zugrunde. Ihr zarter Körper kann der Gewalt, die das bewegte Wasser entfaltet, nicht standhalten.

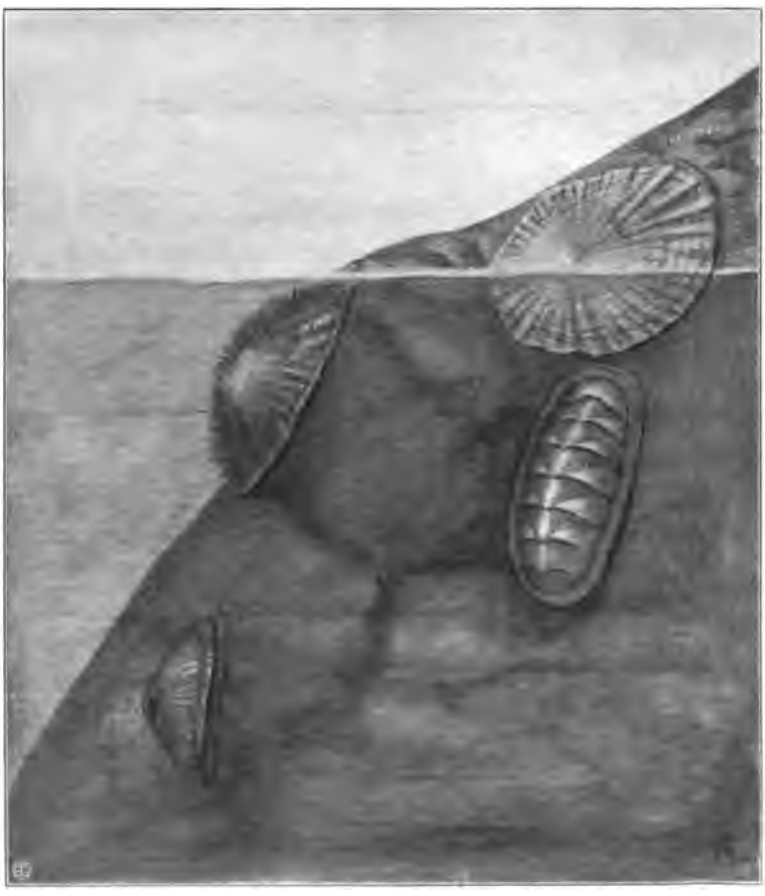
Es sind ganz besondere Tierformen, welche an das Leben im bewegten Wasser angepaßt sind. Die einzigen Tiere des Meeres, auf welche das bewegte Wasser einen stärkeren Einfluß ausüben kann, sind die Benthostiere der Uferregion. Sie sind zum Teil direkt auf das Leben in den ewig bewegten, sauerstoffreichen Wellen der Strandzone angewiesen. Aber wenn sie am Leben bleiben sollen, wenn die gewaltigen Wogen sich donnernd gegen die Strandfelsen stürzen, so müssen sie mit ganz besonderen Anpassungen ausgerüstet sein. Zunächst muß ihre Körperoberfläche außerordentlich fest sein; so finden wir denn auch die Mollusken der Strandregion mit enorm starken Schalen umkleidet. Es gibt eine Anzahl von Schneckengruppen, welche echte Brandungstiere sind. Sie kommen in größter Artenfülle und beträchtlichem Individuenreichtum an Felsen der brandungsreichen Westküste der Kontinente vor, so z. B. an der Westküste von England und Frankreich, und vor allem im Stillen Ozean längs der ganzen amerikanischen Westküste. Plate hat in Chile, ich selbst habe in Kalifornien viele solcher Formen beobachtet. Da gibt es zunächst eine außerordentliche Menge von Arten der Käferschnecken (Chitonidae). Mit ihrem fleischigen Fuß sind diese niederen Schnecken an die Felsen angesaugt, während sie ihre von Panzerplatten bedeckte Oberfläche dem Schwall der Brandung zukehren. Die Form der einzelnen Platten ihrer Körperbedeckung ist aufs beste der Wirkung der Brandungswogen angepaßt. Auch die übrigen Brandungsschnecken



Stillwassertiere der japanischen Tiefsee. (Orig.)

besitzen eine dicke, feste Schale, welche die Spitze ihrer Kegelgestalt den Wellen zukehrt. Die Arten aus den Gattungen Patella, Fissurella, Haliotis und ihre zahlreichen Verwandten (Abb. 682 u. 683) saugen sich ebenso wie die Käferschnecken fest an die Felsen an, so daß man leichter ihren Körper zerreißen als sie vom Untergrund loslösen kann. Riesenhafte Vertreter dieser Molluskenfamilien leben an der Westküste von Amerika, ein Beweis, wie gut ihnen die haushohe Brandung des Stillen Ozeans bekommt. An derselben Küste, in Peru, kommen Seeigel vor, die gleichfalls in sehr charakteristischer Weise an die Brandung angepaßt sind; sie gehören zur Gattung Colobocentrotus (Abb. 684). Während bei Seeigeln des Stillwassers die Stacheln oft dünn wie feine Nadeln 20—40 cm lang über die Körperoberfläche emporragen, bestehen sie bei diesen Brandungsseeigeln aus kurzen, dicken Prismen, welche sich dicht aneinander lagern und so wie Mosaiksteinchen über der Schale noch einen zweiten brandungsfesten Panzer bilden. Auch sonst sind bei Seeigeln die Stacheln vielfach dazu verwendet, um den Tieren das Leben im bewegten Wasser zu ermöglichen. So finden wir bei Formen, welche Korallenriffe bewohnen, die Stacheln zu mächtigen Keulen umgebildet, die dem Tier ein relativ sehr hohes Gewicht verleihen; mit ihnen zwischen den Korallenblöcken verankert, bleibt es ruhig im Spiel der Wellen (Abb. 685). Alle diese, beweglichen Tiergruppen angehörigen Formen ermöglichen sich das Leben im bewegten Wasser der Brandungszone dadurch, daß sie einen Teil ihrer Beweglichkeit aufgeben. So sehen wir denn auch aus den beweglichen höchststehenden Gruppen des Tierreichs, aus den


Abb. 682. Schlitzschnecke (Fissurella). Nat. Größe. Aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.


Abb. 683. Patella, Chiton und Fissurella an Felsen der Brandungszone. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

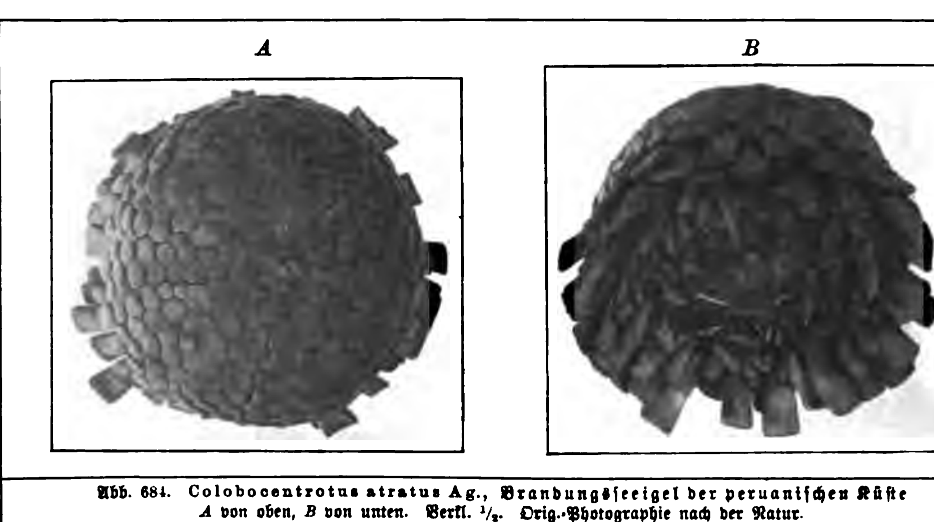


Abb. 684. Colobocentrotus atratus Ag., Brandungsseeigel der peruanischen Küste
A von oben, B von unten. Verkl. 1/2. Orig.-Photographie nach der Natur.

jenigen der Gliedertiere und Wirbeltiere, nur solche Formen in der Brandung leben, die sich entweder im Sand einwühlen oder an Wasserpflanzen, sessilen Tieren und Felsen anklammern oder ansaugen. Manche Krebstiere, so z. B. der früher wegen seiner Farbenanpassung (S. 409) schon besprochene Virbius varians und andere Garnelen, ferner Gespensterkrebse (Caprellidae) klammern sich mit den eigenartig umgebildeten Endklauen ihrer Beine an Algen und Hydroiden fest. Fische können sich, wenn sie nicht im Sand eingewühlt leben, nur dann in der Brandungszone halten, wenn sie die bei der Ebbe gefüllt zurückbleibenden Tümpel bewohnen. In den letzteren findet sich eine vielgestaltige Tierwelt: Asseln und Krabben, vielerlei Schnecken, vor allem aber Aktinien und andere fest am Felsen angesaugte Tiere kommen da vor. Zwischen ihnen tummeln sich kleine Fische umher, deren bemerkenswerteste die Vertreter der Familie der Gobiiden sind. Einige von ihnen sind durch eine eigenartige Umbildung der Bauchflossen ausgezeichnet. Es sind diese nämlich zu einem Saugnapf vereinigt, mit dem der kleine Fisch sich am Felsen ansaugen kann. Das tut er, wenn die bei Ebbe zurückströmenden Wassermassen alle beweglichen Tiere mit sich reißen. In dem durchsichtigen Wasser der Ebbetümpel würde er aber eine leichte Beute der Seevögel werden, hätte er nicht die Gewohnheit, sich mit dem Bauch nach oben unter überhängenden Steinen zu befestigen.

Wir haben also gesehen, daß die Mehrzahl der Brandungstiere, auch diejenigen aus sonst gut beweglichen Tiergruppen, auf einen großen Teil ihrer Beweglichkeit verzichten mußten, um im Wogendrang sich halten zu können. Es gibt nun auch echte sessile Tiere, welche im bewegten Wasser des Strandgebietes leben; als solche sind vor allem Hydroidpolypen, Gorgoniden oder Hornkorallen und die echten Riffkorallen zu nennen. Die letzteren haben vielfach die furchtbarste Brandung auszuhalten. Oft werden sie von ihr zertrümmert und in großen Massen an den Strand oder auf das Riff geworfen. Sie könnten in der Brandung überhaupt nicht existieren, hätten sie den sonst für Polypen charakteristischen zarten Körperbau. Bei ihnen ist aber jeder Polyp von einem starken Kalkskelett beschützt, welches oft in massigen Gebilden auftritt. Ein Blick auf die Abb. 179—183 S. 225 ff. belehrt uns über die Mannigfaltigkeit der Formen dieser Riffkorallen. Was wir aber auf jenen Bildern sehen, das sind die oft geradezu wie mächtige Steinblöcke aussehenden Skelette der Korallen. Die zarten Polypen haben sich alle auf den trocken gelegten Riffen in die Kelche der Skelettmassen zurückgezogen; das tun sie auch dann, wenn die Brandung gegen sie heranpeitscht,

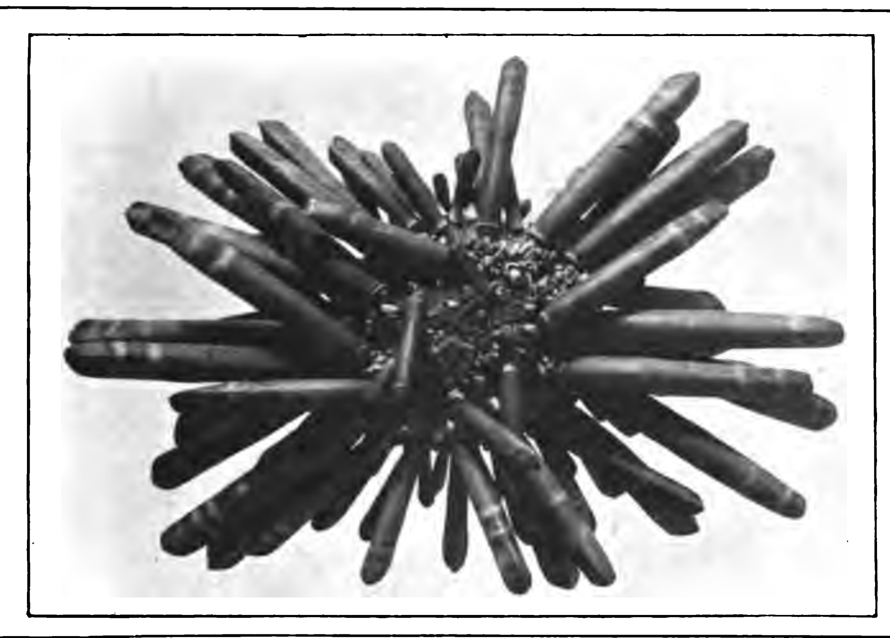


Abb. 685. Heterocentrotus mammillatus (Kl.), Keulenstachliger Seeigel.
Aus Cebú, Philippinen. Verkl. ¹/₂. Orig.-Photographie nach der Natur.

um sich in stilleren Stunden wieder auszustrecken und die Tentakelkrone auszubreiten. Die massigen Skelette der Brandungskorallen unterscheiden sich ganz außerordentlich von den zarten Bildungen, welche bei denjenigen Korallen auftreten, die in den Lagunen und geschützten Löchern der Riffe leben. Ja vielfach sehen wir dieselbe Korallenart in einer massigen Brandungsform und einer zart gebauten Stillwasserform auftreten. Das gleiche gilt von Hydroidpolypen und Hornkorallen. Diese stemmen sich nicht mit felsengleichen Skelettmassen der Wucht der Brandung entgegen, sondern sie neigen sich vor ihr, wie das Rohr vor dem Winde. So sehen wir sie denn sich beständig im Spiel der Wellen wiegen und schaukeln. Diese beständige Bewegung kann nicht ohne Einfluß auf ihre Wuchsform bleiben. Während ihre Verwandten aus dem Stillwasser der Tiefe oft sehr brüchige, zarte Gebilde darstellen, haben sie den zähen Wuchs, welcher auch vom Wind geschüttelten Pflanzen eigentümlich ist. Bei einzelnen Formen ist experimentell nachgewiesen, daß die Stillwasserform sich entsprechend umwandelt, wenn sie gezwungen ist, in bewegtem Wasser zu wachsen. Hallez hat gezeigt, daß zwei Polypenformen, welche man früher für getrennte Arten hielt, nur verschiedene Wuchsformen sind, bedingt durch das umgebende Medium: Bougainvillia ramosa ist die Stillwasserform von B. fruticulosa, der Form des bewegten Wassers. Es ist möglich, daß noch manche anderen Arten aus diesen Gruppen sich im Lauf der Zeit nur als Wuchsformen entpuppen werden. Schon Semper hat seinerzeit darauf aufmerksam gemacht, daß bei Korallen der Wuchs der Individuen sehr stark von der Richtung des vorüberströmenden Wassers beeinflußt werde.

Was vom Meer gilt, trifft auch für das Süßwasser zu. Die Flüsse und raschfließenden Bäche besitzen eine ganz andere Fauna als die Seen und Tümpel. Viele der Bachbewohner suchen in diesen nur das kalte Wasser und leben ebenso gern in unbewegten Quelltümpeln. Es gibt aber auch Formen, welche an die rasche Bewegung der sauerstoffreichen Bäche so angepaßt sind, daß sie selbst in Wasserfällen und Stromschnellen vorkommen können. Bei

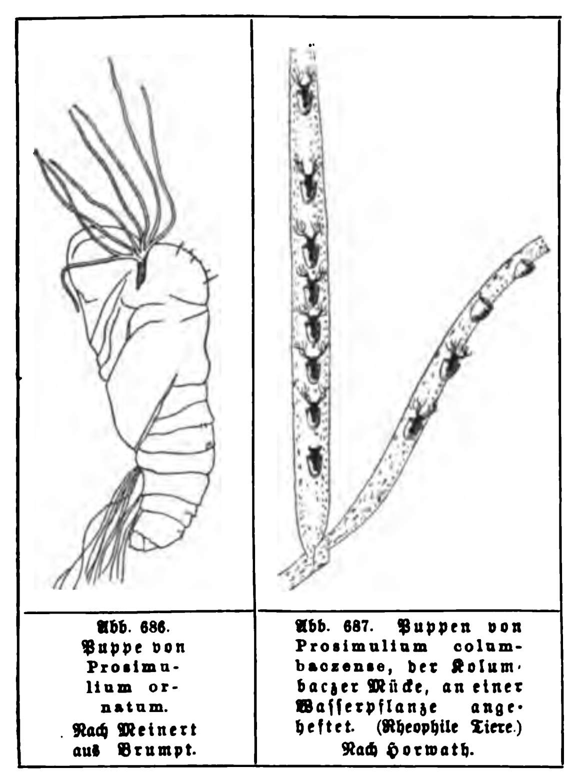


Abb. 686. Puppe von Prosimulium ornatum. Nach Meinert aus Brumpt.

Abb. 687. Puppen von Prosimulium columbaczense, der Kolumbaczer Mücke, an einer Wasserpflanze angeheftet. (Rheophile Tiere.) Nach Horwath.

ihnen allen, welche man als rheophile Tiere bezeichnet, bemerkt man deutlich den Einfluß des starken einseitigen Druckes, den das fließende Wasser auf sie ausübt. Die Fische, welche in den Bergbächen vorkommen, gehören zu den muskelkräftigsten, besten Schwimmern; aber trotz aller Kraft können sich Forellen, Kroppe (Cottus gobio) und Schmerle (Nematochilus barbatula) nur für kurze Momente der Strömung erfolgreich entgegenstemmen. Sie müssen sich immer wieder an ihre Standplätze, hinter Felsen, Uferwänden und Baumwurzeln oder zwischen Steinen zurückziehen. Auch die niedere Tierwelt muß sich unter und zwischen Steinen Schlupfwinkel suchen, wo z. B. Larven von Eintagsfliegen, Perliden und Helmiden sich finden. Wie wir das früher von Brandungstieren gehört haben, so können auch manche rheophile Arten an den Steinen angesaugt der Gewalt der Strömung widerstehen. So heften sich die Larven der zu den Fliegen gehörigen Blepharoceriden (z. B. von Liponeura) mit Saugnäpfen an die Felsen an; die Schnecke Ancylus fluviatilis saugt sich in ähnlicher Weise mit ihrem Fuß fest. Entsprechend verfahren auch einige Fische exotischer Bergbäche; z. B. Pseudecheneis, ein kleiner Wels des Himalaya, und Gastromyzon, ein Cyprinide aus Nordborneo, können sich mit der Bauchfläche zwischen den paarigen Flossen in ähnlicher Weise ansaugen, wie wir das vorhin von den marinen Gobiiden erfuhren. Viele Larven von Insekten, so z. B. unter den Fliegen diejenigen der Simulien und mancher Chironomiden, vor allem aber viele Köcherfliegen kleben ihre Gehäuse an die Steine an oder spinnen sie direkt fest (Abb. 686 u. 687). Es ist auffällig, wie manchmal Hunderte von Individuen nebeneinander sitzen, deren Gehäuse, durch die Richtung der Strömung beeinflußt, alle parallel stehen und die Mündung dem Strom entgegenkehren (Abb. 689). Bei manchen Formen sind die Gehäuse durch Steine beschwert, um leichter in der Strömung sich halten zu können.

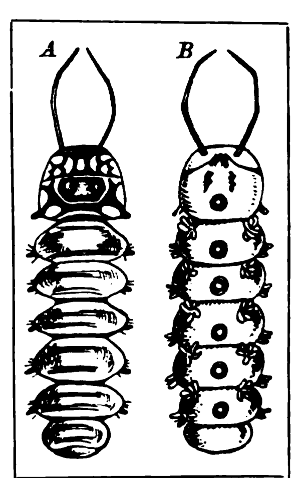


Abb. 688. Larve einer Blepharoceride (Liponeura brevirostris). *A* vom Rücken, *B* von der Bauchseite mit den Saugnäpfen. Vergr. ca. 15 mal. Nach Simroth.

Die Einstellung zur Strömung geschieht bei manchen Tieren automatisch, durch einen ähnlichen Vorgang, wie wir ihn z. B. am Ende des vorigen Kapitels als Geotropismus kennen lernten. Schon lange weiß man, daß z. B. die Plasmodien der Schleimpilze (Myxomyceten) sich in einer strömenden Flüssigkeit stets in die Strömungsrichtung einstellen und sich ihr entgegen bewegen. Man bezeichnet diese merkwürdige Erscheinung als Rheotropismus. Am besten ist sie bei Tieren bei den Süßwasserplana-



Abb. 689. In die Strömung eingestellte Gehäuse einer rheophilen Trichopterenart, am Bachboden befestigt. Verkl. ²/₃. Orig.-Photographie nach der Natur.

rien studiert. Auch sie, besonders die Tricladen, z. B. Planaria alpina, Polycelis cornuta usw. sind positiv rheotropisch bzw. rheotaktisch, d. h. sie stellen sich mit dem Kopf gegen die Strömung, orientieren den Körper mit der Längsachse zu ihr parallel und wandern stromaufwärts. Von zwei Strömungen übt die stärkere den größeren Reiz auf sie aus. Außer Planarien, welche besonders von Steinmann genauer studiert wurden, stellen Crustaceen, Insektenlarven z. B. Simulien (Abb. 688), Trichopteren (Abb. 689) usw. sich in die Richtung der Strömung ein. Fische wandern dem Strom entgegen und stellen sich zur Stromrichtung ein. Wir haben früher schon besprochen (S. 554), daß bei den Wanderungen der Tiere Tropismen eine große Rolle spielen müssen. Hier lernen wir einen Tropismus kennen, der besonders für die Wanderungen der Flußfische z. B. Forellen, aber auch Lachse usw. eine große Bedeutung haben muß. Wie er zustande kommt, können wir hier nicht im einzelnen erörtern. Jedenfalls ist er biologisch sehr wichtig, indem er die Bach- und Flußtiere, die stets von der Strömung mit Verschwemmung bedroht sind, in ihrem Wohngebiet erhält.

Wesenberg-Lund hat wohl als erster darauf aufmerksam gemacht, daß auch unsere Süßwasserseen eine Brandungsfauna beherbergen. Sie ist charakterisiert durch Tiere von abgeflachtem Körperbau; das gilt sowohl für die Süßwasserschwämme und die Stöcke der Moostierchen, wie für die Larven von Libellen (Gomphus) und Eintagsfliegen (Heptagenia) sowie die Köcher der Phryganeen (Goëra und Molamia). Wie die Rheophilen beschweren die brandungsbewohnenden Trichopteren und Chironomiden ihre Gehäuse mit Steinen. Viele Formen haben Klammerorgane; ihre Respirationsorgane sind dem Umstande angepaßt, daß die Luftentnahme an der Oberfläche erschwert ist — kurz alle Anpassungen entsprechen der Sturzbachfauna, wie denn die Tierarten vielfach mit den dort vorkommenden identisch sind.

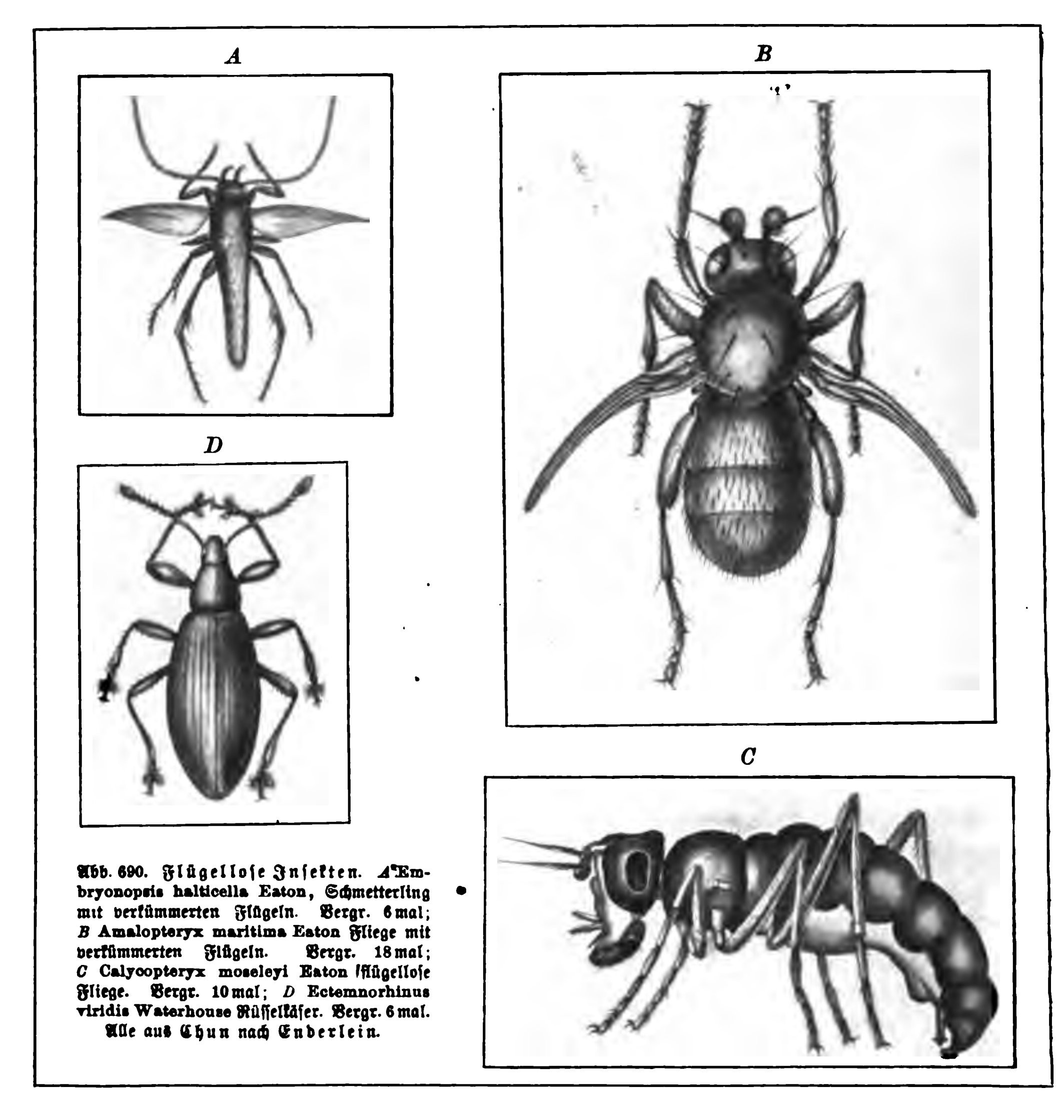


Abb. 690. Flügellose Insekten. *A* Embryonopsis halticella Eaton, Schmetterling mit verkümmerten Flügeln. Vergr. 6 mal; *B* Amalopteryx maritima Eaton Fliege mit verkümmerten Flügeln. Vergr. 18 mal; *C* Calycopteryx moseleyi Eaton flügellose Fliege. Vergr. 10 mal; *D* Ectemnorhinus viridis Waterhouse Rüsselkäfer. Vergr. 6 mal. Alle aus Chun nach Enderlein.

So sehen wir also die Bewegung des Wassers einen tiefgehenden Einfluß auf die Tierformen üben, die sich ihr aussetzen. Weniger können wir von charakteristischen Anpassungen an die bewegte Luft berichten. Zwar trägt der Wind in ähnlichem Maße, wie die Strömungen im Wasser, zur Verbreitung der Tierarten bei. Wir haben früher vor allem in dem Kapitel über die Wanderungen der Tiere Beispiele von seinem Einfluß kennen gelernt. Da es aber auf dem Lande keine festsitzenden und an die Unterlage dauernd angeklammerten Tiere gibt, welche dem Einfluß des Windes ausgesetzt wären, ohne sich ihm entziehen zu können, so kennen wir keine durch den Wind bedingten Wachstumsformen, wie sie bei Pflanzen so häufig sind. Aber von einem anderen bemerkenswerten Einfluß des Windes können wir berichten, welcher freibewegliche, ja sogar fliegende Tiere um einen Teil ihrer Bewegungsfähigkeit gebracht hat. Auf kleinen Inseln mitten im Meere, macht sich die Gewalt des Windes besonders bemerkbar. Ich habe früher S. 679 Fälle angeführt, welche beweisen, daß der Wind geflügelte Insekten oft in großen Massen auf das Meer hinaus entführt. Schmetterlinge, Fliegen und Käfer würden auf Inseln sehr stürmischer Gebiete der Gefahr

des Aussterbens ausgesetzt sein, wenn bei jedem Flug der Sturm sie auf das verderbenbringende Meer verschleppen könnte. So sehen wir denn Insekten aus den verschiedensten Gruppen auf ozeanischen Inseln dadurch gesichert, daß sie ihrer Flügel und damit des Flugvermögens verlustig gegangen sind. Besonders auffallend ist der Reichtum an solchen flugunfähigen Insekten auf den antarktischen Inseln, welche im stürmereichen Gebiet der Westwindtrift liegen. Auf den Kerguelen z. B. gibt es flügellose oder doch flugunfähige Schmetterlinge, Käfer, Fliegen usw. Man vermutet wohl mit Recht, daß dieselben aus geflügelten Vorfahren hervorgegangen sind, die im Lauf der Zeit ihre Flügel teilweise oder ganz einbüßten. Auf dem umgekehrten Wege, auf welchem die guten Flieger entstehen, entstand hier die ungeflügelte Form. Während sonst immer der bessere Flieger im Kampf ums Dasein einen Vorteil besitzt, war hier der merkwürdige Fall gegeben, daß einem Tier ein Manko, eine unvollkommenere Eigenschaft, das Übergewicht über seine Mitbewerber im Kampf ums Dasein verschaffte.

Eine dem Rheotropismus analoge Erscheinung bei luftbewohnenden Tieren hat man als Anemotropismus bezeichnet. Es ist dies eine Einstellung von Tieren gegen den Wind. Wheeler hat eine solche bei schwebenden Fliegen, wie Syrphiden, Bibioniden und Anthomyiden beobachtet. Auch bei Schmetterlingen besonders am Meeresstrand ist sie leicht festzustellen. Die Auslösung dieser Reizbewegung und ihre Zurückführung auf Reizung bestimmter Sinnesorgane ist ebensowenig genauer erforscht wie beim Rheotropismus.

2. Einfluß des Volumens des umgebenden Mediums.

Immer wieder haben einzelne Forscher darauf hingewiesen, daß im größeren Raum bei sonst gleichen Bedingungen die Individuen einer Tierart größere Dimensionen erreichen als im kleineren. Man kann sich wohl vorstellen, daß in großen Flüssen und Seen die Ernährung oder die größere Möglichkeit, lange Zeit den Nachstellungen von Feinden zu entgehen, das Vorkommen von Riesen unter den Welsen und Salmoniden bedingt. Daß die großen Ströme der Tropen Riesenformen beherbergen, so der Amazonas seinen Arapaima gigas, mag wohl eher auf die für außergewöhnliche Entwicklung günstigen allgemeinen Verhältnisse der Tropen zurückzuführen sein. Daß die Wale, die größten gegenwärtig lebenden Tiere, den freien Ozean bewohnen, hängt sicher damit zusammen, daß nur dieser den Riesentieren die Möglichkeit bietet, auf ihren weiten Wanderungen genug Nahrung zu erbeuten.

Nun liegen aber eine Reihe von Beobachtungen vor, welche es nicht erlauben, die Größenverschiedenheiten von Tieren in Gebieten von verschiedener Größe ausschließlich auf die Ernährungsverhältnisse zurückzuführen. Ich will nur einige derartige Angaben aus der neueren Literatur anführen. So gibt Schmeil in seiner Monographie der Kopepoden an, daß die Größe der Individuen bei den von ihm studierten Diaptomus-Arten jeweils der Größe der Wohngewässer proportional sei. Dagegen seien die Eierballen in größeren Gewässern kleiner, in kleineren größer. Ähnliche Angaben liegen für Planktontiere der Süßwasserseen in größerer Anzahl vor. Dagegen gibt neuerdings List an, daß er bei seinen genauen Messungen von Ceratium hirundinella O. F. M. von verschiedenen Fundorten keine Abhängigkeit der Größe von Umfang und Tiefe der Teiche feststellen konnte.

Der erste, welcher diese Frage experimentell zu prüfen suchte, war Semper; er züchtete Asellus aquaticus und dann unter allen Vorsichtsmaßregeln Limnaea stagnalis in verschieden großen Wassermengen. Es ergab sich, daß im kleinen Wasservolumen Zwergformen gebildet werden, auch wenn mit aller Vorsicht für sonst vollkommen identische Verhältnisse

in bezug auf Temperatur, Gehalt an Salzen und Gasen, Nahrung usw. gesorgt wird. Auch R. Hertwig erhielt bei seinen zu anderen Zwecken unternommenen umfangreichen Kulturen von Froschlarven ähnliche Resultate. Sie wurden von Babák an Kaulquappen und Hoffbauer an Karpfen vollkommen bestätigt. Ob wir das Zurückbleiben im Wachstum bei kleinerem Wasservolumen, wie Semper glaubte, auf den Einfluß eines im Wasser in minimaler Quantität vorhandenen als Wachstumsreiz wirkenden Stoffes zurückführen sollen, oder ob man eher an wachstumshemmende Bestandteile, eventuell Exkretstoffe, denken muß, ist auf Grund der bisher vorliegenden Beobachtungen nicht zu entscheiden.

In diesem Zusammenhang ist auch die Tatsache hervorzuheben, daß manche Tiere des Süßwassers nur in großen stehenden Gewässern, andere nur in kleinen Teichen und Tümpeln sowie in Sümpfen vorkommen. So findet man z. B. die sogenannten eupelagischen Süßwassertiere, wie Diaptomus, ferner die großen Cladoceren Holopedium, die Rotatorien Anuraea, Notholca usw. nach Zschokke niemals in kleinen Tümpeln, während umgekehrt viele Phyllopoden, so Apus, Branchipus, vor allem Chirocephalus nur in periodisch austrocknenden Gewässern vorkommen.

Scheinbar auf einer ganz andern Grundlage beruht eine Gruppe von Erscheinungen die auf den ersten Blick mit den eben geschilderten eng zusammenzuhängen scheint. Bei Lufttieren, speziell bei Säugetieren konnte man feststellen, daß sie auf Inseln in Lokalformen auftreten, welche gegenüber der Stammform als Zwergformen zu bezeichnen sind. Solche Zwergformen sind aber durchaus nicht auf Inseln beschränkt. Sie kommen auch sonstwo, z. B. auf den größten Kontinenten, vor. Wenn wir also z. B. auf Korsika und Sardinien, eine besonders kleine Hirschform, in Madagaskar ein sehr kleines Flußpferd, in den fossilen Resten auf Malta und Sizilien Zwergelefanten finden, so liegt dies wohl daran, daß auf Inseln die kleinen Rassen, die auch sonstwo vorkommen, die größere Chance hatten, sich zu erhalten, während die anspruchsvolleren großen Formen der Gefahr des Aussterbens in höherem Maße ausgesetzt waren.

3. Der Druck im Medium.

Je nach der Region, welche ein Tier bewohnt, lastet auf ihm ein verschiedenes Gewicht der über ihm lagernden Masse seines Mediums. Der dadurch ausgeübte Druck führt naturgemäß im gasförmigen Medium zu anderen Wirkungen als im flüssigen Medium. Die Mehrzahl der Bodentiere ist wie der Mensch an den Druck von einer Atmosphäre (gleich 760 mm Quecksilber) angepaßt. Es ist bekannt, daß der Mensch, wenn er auf hohe Berge steigt oder wenn er in einem Ballon Luftfahrten unternimmt, infolge der Abnahme des Druckes höhen- oder bergkrank wird. Dieselben Einflüsse, welche sich in dieser Weise beim Menschen bemerkbar machen, wirken auch auf andere Säugetiere. Mäuse und Ratten, welche man aus der Ebene auf hohe Berge oder auf Ballonfahrten mitnimmt, zeigen ganz ähnliche Symptome wie der bergkranke Mensch. Der verringerte Druck wirkt vor allem auf die Blutgase ein, welche nicht in genügender Quantität im Organismus bleiben, und der letztere leidet infolgedessen an Atemnot. Der Sauerstoffverbrauch ist erheblich gesteigert und der Stoffwechsel insofern verändert, als Eiweißverbindungen und andere stickstoffhaltige Substanzen in nicht vollkommen verarbeitetem Zustand ausgeschieden werden. Die roten Blutkörperchen erfahren im peripheren Blut eine sehr beträchtliche Vermehrung der Zahl nach, aber eine Verkleinerung der Oberfläche. Hochgebirgstiere sind an den geringeren Druck angepaßt und empfinden keinerlei Unbehagen in ihrem hochgelegenen Revier, z. B. Steinböcke, Wölfe, Hasen, die noch bei 5500—5800 m vorkommen. Hochgebirgsvögel, besonders große Raub-

vögel, erheben sich oft noch zu bedeutenden Höhen über den Kamm des Gebirges, das sie bewohnen. Die Schätzungen Humboldts, welcher Kondore über den Anden in Höhen von mindestens 7 bis 8000 m schweben sah, sind sicher nicht übertrieben. Diese Gebirgsformen sind also an den geringeren Druck angepaßt und können sich offenbar relativ leicht Schwankungen im Luftdruck anschmiegen. Ebenso wie der Mensch können auch alle in Betracht kommenden Tiere sich in relativ kurzer Zeit an den geringeren Druck in der Höhe anpassen. Es stellen sich dann umgekehrt bei der Rückkehr in tiefere Regionen störende Symptome ein.

Im Wasser hat der Einfluß des Druckes eine viel größere Bedeutung. Nach der Tiefe zu steigt der Druck nach je 10 m um eine Atmosphäre; im Meere herrscht also in 1000 m Tiefe bereits ein Druck von 100 Atmosphären, in den größten Tiefen, in denen man Tiere nachgewiesen hat, also in Tiefen von 6—8000 m beträgt der Druck 600—800 Atmosphären. Diese gewaltigen Zahlen machen uns unwillkürlich geneigt, schon bei Tieren, welche in relativ geringe Tiefen gehen, nach Anpassungen an die Wirkungen des Druckes zu suchen. Da aber nach den Gesetzen der Hydrostatik der Druck im Wasser gleichmäßig fortgeleitet wird, so ist eine Wirkung des Druckes nur da zu erwarten, wo ein Potentialgefälle vorliegt, d. h. wo Gebiete verschiedenen Druckes aneinanderstoßen. Die Substanz der Wassertiere ist, wie wir früher gehört haben, außerordentlich wasserhaltig; die ganzen Tiere mit ihrer ganzen Substanz stehen unter dem gleichen Druck, eine Ausgleichung geringer Druckdifferenzen kann sich jederzeit ohne weiteres vollziehen. Nur wenn dies nicht möglich ist, können für die Tiere gefährliche Situationen entstehen. Das ist der Fall, wenn im Tierkörper Gase enthalten sind. Wir finden solche im Blut als Blutgase in gelöstem Zustand, und ferner finden wir bei manchen Tieren im Körper luft- bzw. gashaltige Hohlräume. Diese erfahren keinerlei Veränderung, solange das Tier unter einem unveränderten Druck steht, wenn derselbe noch so groß ist. Die Gase sind ganz langsam ausgeschieden worden, ihr Volumen steht infolgedessen in einem normalen Verhältnis zu den sie umschließenden Organen des Tieres und zu dem auf dessen Körper einwirkenden Druck.

Ein solches Organ, welches infolge seiner Gasfüllung das Tier von dem auf ihm lastenden Druck außerordentlich abhängig macht, ist die Schwimmblase der Fische. Wir haben früher schon gehört, daß diese nicht, wie man vielfach in Laienkreisen annimmt, ein Organ ist, mit welchem der Fisch durch Vergrößerung oder Verringerung der Füllung wie ein Luftballon auf und absteigen kann. Die Schwimmblase ermöglicht es vielmehr dem Fisch, seine Dichte derjenigen des ihn umgebenden Wassers jeweils gleich zu machen. Das bringt für den Fisch den Vorteil, daß er ohne Aufwand von Muskelkraft sich schwebend erhalten kann.

Ein Fisch kann sich also mit Hilfe seiner Schwimmblase gesteigertem und verringertem Druck anpassen. Ein einfaches Experiment nach Regnard, welches ich immer in meinen Vorlesungen vorführe, zeigt, in welcher Weise die verschiedenen Fischformen sich an die Druckschwankungen anpassen. Wir unterscheiden bekanntlich bei den Knochenfischen Physostomen und Physoklisten. Bei den ersteren führt ein offener Gang aus der Schwimmblase in den Vorderdarm; bei den letzteren ist die Schwimmblase allseitig fest verschlossen. Außerdem gibt es noch Fische, welche überhaupt keine Schwimmblase besitzen, so z. B. alle Haie, aber auch manche Knochenfische. Zu dem erwähnten Experiment setzt man nun in ein festverschließbares Glas einen Karpfen (Cyprinus carpio L.) als Vertreter der Physostomen, einen Barsch (Perca fluviatilis L.) als Vertreter der Physoklisten und schließlich eine Kroppe (Cottus gobio L.), einen schwimmblasenlosen Fisch. Saugt man nun mit Hilfe einer Luftpumpe die über dem Wasser lagernde Luft weg, so kommen die drei Fische unter einen verringerten Druck. Die Kroppe, welche keine Schwimmblase, also keinen mit Luft erfüllten Hohlraum



Abb. 691. Physiculus kaupi Poey aus 500 m Tiefe mit hervorgepreßten Eingeweiden. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

in ihrem Körper besitzt, erfährt keinerlei Schädigung, gibt kein Zeichen von Unbehagen und benimmt sich so, als wenn nichts geschehen wäre. Die beiden anderen Fische haben jedoch eine Vergrößerung ihres Volumens erfahren; das in ihnen enthaltene Gas hat sich unter dem geringeren Druck ausgedehnt, die Tiere werden in aufgeblähtem Zustande gegen die Oberfläche des Wassers gerissen. Der Physostome hat nun ein sehr einfaches Mittel, sein Volumen den neuen Druckverhältnissen anzupassen; er läßt durch seinen offenen Schwimmblasengang einige Luftblasen entweichen, welche durch den Mund austreten. Sobald dies geschehen ist, hat der Fisch sein Volumen den neuen Druckverhältnissen entsprechend verändert, er kann genau so behaglich wie vorher umherschwimmen. Ganz anders verhält sich der Barsch; er wird mit Gewalt an die Oberfläche gerissen und liegt an derselben auf der Seite. Sein Körper ist durch die ausgedehnte Schwimmblase sehr stark aufgetrieben, und wenn wir die Luftverdünnung fortsetzen, so geht er zugrunde. Lassen wir jedoch wieder Luft einströmen, so kehrt der Barsch sofort wieder in den natürlichen Zustand zurück, er kann frei umherschwimmen; der Karpfen jedoch, welcher nun für den Druck von einer Atmosphäre zu schwer ist, sinkt auf den Boden zurück.

Beide Fische haben aber die Fähigkeit, sich an die Verhältnisse des Druckes allmählich anzupassen. In der Wand der Schwimmblase befindet sich eine eigenartige Bildung; eine von Blutkapillaren reichlich durchzogene Partie der Schwimmblasenwand stellt sozusagen eine Drüse dar, durch welche aus dem Blut Gas sezerniert wird. Das in der Schwimmblase enthaltene Gas weicht in seiner Zusammensetzung von der atmosphärischen Luft erheblich ab; es besteht fast ausschließlich aus Sauerstoff. Die Sekretion findet ganz allmählich statt. Ebenso befindet sich an der Schwimmblasenwand der Physoklisten eine ähnlich beschaffene Stelle, durch welche Gas aus der Schwimmblase, aber natürlich nur ganz langsam und allmählich resorbiert werden kann. In der freien Natur sind die Fische in der Regel niemals so plötzlichen Druckschwankungen ausgesetzt, wie wir sie im Experiment auf sie einwirken ließen; sie haben dann immer Zeit, durch Sekretion oder Absorption von Sauerstoff sich allmählich anzupassen. Allerdings unter bestimmten Verhältnissen ist diese allmähliche Anpassung nicht ausreichend, so z. B. wenn ein Tiefseefisch beim Fang mit dem Netz aus tieferen Regionen an die Oberfläche gebracht wird. Dann dehnt sich seine Schwimmblase so gewaltig und schnell aus, daß selbst bei vielen Physostomen ein Ausgleich nicht stattfinden kann. Der Fisch wird aufgebläht, verliert sein natürliches Gleichgewicht, liegt auf der Seite oder auf dem Rücken und kann nicht mehr schwimmen. Die Fischer des Bodensees nennen einen Kilch (Coregonus hiemalis Jur.), den sie in diesem Zustande heraufbringen, trommelsüchtig. Sie kennen ein einfaches Mittel, um ihn zu kurieren; indem sie mit einem zugespitzten Hölzchen durch die Leibeswand hindurch die Schwimmblase anstechen, lassen sie die Luft entweichen, und der Fisch ist wieder normal bewegungsfähig. Bei Tiefseefischen des Meeres, die man aus größeren Tiefen heraufbringt, sind aber die Veränderungen viel beträchtlicher;

sie führen oft zu einer Verdrängung der Eingeweide durch den Mund (Abb. 691), Zerreißungen des Darms, der Schwimmblase selbst, sogar der Muskulatur. Auch die Blutgase scheinen unter der Minderung des Druckes sich so sehr auszudehnen, daß Gefäße und innere Organe Schädigungen erfahren. Auf solche scheint der Tod mancher Tiefseetiere beim Fang zurückzuführen zu sein.

4. Chemische Zusammensetzung des Mediums.

Bei den luftbewohnenden Tieren kennen wir keine Besonderheiten, welche durch lokale Veränderungen in der umgebenden Atmosphäre bedingt wären. Infolge der leichten Beweglichkeit der Gase erfolgt stets eine so rasche Wiederherstellung der normalen Gasmischung, daß meist keine Einwirkung auf den tierischen Organismus möglich ist. Und wenn eine solche stattfindet, ist sie eine verderbliche, todbringende; so etwa, wenn giftige Gase bei einem vulkanischen Ausbruch plötzlich in großen Mengen auf die Tiere eindringen.

Im Wasser dagegen spielt dessen Gehalt an löslichen Beimischungen, vor allem an Salzen, eine große Rolle für das Tierleben. So können wir zunächst die Wassertiere in zwei große Gruppen teilen, die Süßwassertiere und die Salzwassertiere, unter welch letzteren die Meerestiere die Hauptrolle spielen. Alle Tiere sind auf einen gewissen Salzgehalt des Wassers angewiesen; destilliertes, also künstlich gewonnenes salzfreies Wasser ist für die meisten Tiere giftig; Wassertiere des Süßwassers wie des Meeres sterben, wenn man sie in destilliertes Wasser bringt; es werden ihren Geweben durch Osmose zu viel Salze entzogen, Quellungserscheinungen treten ein, und Absterben ist die Folge. Auch auf Landtiere wirkt destilliertes Wasser als Gift, wenn es innerlich genommen wird.

Der Salzgehalt der Gewässer spielt im Leben mancher Tiere eine ganz spezielle Rolle. Nur die Salze, welche im Wasser gelöst vorhanden sind, stehen allen Bewohnern desselben zum Aufbau der ihren Körper zusammensetzenden Substanzen zur Verfügung. Teils direkt, teils mit der Nahrung nehmen sie diese Salze in ihren Körper auf. Ähnlich wie es durch die Untersuchungen der Botaniker für die Pflanzen schon längst bekannt ist, hat man bei den Tieren neuerdings experimentell nachgewiesen, daß die normale Entwicklung von dem Vorhandensein gewisser Salze im umgebenden Medium abhängt.

Das Meerwasser enthält 32 Elemente: 1. Sauerstoff in gelöstem Zustand und in der Verbindung des Wassers (H_2O); 2. Wasserstoff in dem letzteren, in organischen Verbindungen und in Ammoniak (NH_4); 3. Stickstoff im Ammoniak; 4. Chlor in Magnesium- und Natriumverbindungen; 5. Fluor; 6. Brom; 7. Jod; 8. Schwefel in Sulfaten; 9. Phosphor in Phosphaten; 10. Kohlenstoff in der Kohlensäure (CO_2); 11. Silicium in Kieselsäure (SiO_2); 12. Bor; 13. Silber; 14. Kupfer; 15. Blei; 16. Zink; 17. Kobalt; 18. Nickel; 19. Eisen; 20. Mangan; 21. Aluminium; 22. Magnesium; 23. Calcium: 24. Strontium; 25. Baryum; 26. Natrium; 27. Kalium; 28. Arsen; 29. Gold; 30. Lithium; 31. Caesium; 32. Rubidium.

Viele dieser Elemente sind nur in so kleinen Quantitäten vorhanden, daß sie nur spektroskopisch nachweisbar sind. Vielleicht sind noch weitere schwer nachweisbare vorhanden (Vanadium).

Die wichtigsten Salze des Meerwassers sind: Chlornatrium, Chlormagnesium, Chlorkalium, Chlorrubidium, Magnesiumsulfat, schwefelsaures Calcium, schwefelsaures Kalium, Bromnatrium, Brommagnesium, Calciumkarbonat, Magnesiumkarbonat, Natriumkarbonat, Kaliumkarbonat, Eisenkarbonat, doppeltkohlensaurer Kalk, doppeltkohlensaures Natron, doppeltkohlensaures Kali, Kalkphosphat und dazu noch Silicium.

Eine Durchschnittsanalyse zeigt folgende Zusammensetzung des Meerwassers:

	1. Atlantischer Ozean	2. Mittelwert (aller Meere)
Chlornatrium (Kochsalz)	25,18	26,862
Chlormagnesium	2,94	3,239
Magnesiumsulfat (Bittersalz)	1,75	2,196
Schwefelsaures Natron	0,27	—
Schwefelsaurer Kalk (Gips)	1,00	1,350
Chlorkalium		0,582
Verschiedenes		0,071
	31,14 ‰	34,300 ‰

Das sind also 31,14 bzw. 34,3 g Salz auf 1000 g Meerwasser, etwas über 3 %.

Verschiedene Meere und Meeresteile haben einen abweichenden Prozentgehalt, durch den die Zusammensetzung der Fauna stark beeinflußt wird. So weisen auf:

Ostsee	0,4 %—2,1 %
Schwarzes Meer	1,7 %
Mittelmeer	3,8 %
Rotes Meer	4,3 %
Totes Meer und großer Salzsee	15—20 % (Oberfläche) 27—28 % (Tiefe)
Karbuan (Kaspi)	30,7 %.

Das sind ganz enorme Verschiedenheiten; demgegenüber beträgt der Salzgehalt des Süßwassers, berechnet z. B. nach Flußwasser, nur 0,017—0,02 %. Von diesem Süßwassersalz ist mehr als die Hälfte Calciumkarbonat, dazu kommt Magnesiumkarbonat, Kalksulfat (Gips), Chlornatrium (0,004 %) und Magnesiumsulfat in ganz geringen Mengen. Besonders auffallend tritt uns der Gegensatz in der Zusammensetzung von Meer- und Süßwasser in folgender Tabelle entgegen.

Je 100 Teile Wasser enthalten im:

	Flußwasser	Meerwasser
Karbonate	60,1	0,3
Sulfate	9,9	10,8
Chloride	5,2	88,7
Sonstiges	24,8	0,2.

Also im Süßwasser ein bedeutendes Überwiegen der Karbonate, im Meerwasser der Chloride.

Die Organismen zeigen nun diesen Elementen und Salzen gegenüber ein merkwürdiges Auswahlvermögen. Während manche Salze, wie Chlornatrium und Calciumkarbonat, von den meisten Tieren aus dem Meerwasser aufgenommen werden, haben bestimmte Tiere die Fähigkeit, gewisse Salze in großer Menge aufzuspeichern und eventuell relativ große Mengen selbst derjenigen Elemente in sich anzusammeln, welche nur in minimalen Spuren im Seewasser enthalten sind. So speichern Korallen und Mollusken so große Mengen von Kalkphosphat und -karbonat in ihren Skeletten auf, daß diese fossil enorme Gesteinsmassen bilden können. Alle Tiere mit rotem Blut enthalten in ihrem Hämoglobin Eisen. An dessen Stelle finden wir bei den Crustaceen im Hämocyanin Kupfer, bei der Muschel Pinna Mangan, bei

der Seescheide Phallusia mammillata nach Henze in den Blutkörperchen Vanadium. Manche Algen sammeln relativ große Mengen von Fluor, Brom und besonders Jod in ihrem Zelleib an; die Meerespflanzen Zostera und Fucus speichern Bor, die Koralle Poecilopora alcicornis Kupfer und Silber, Heteropora abrotanoides Blei. Viele marine Tiere bauen ihre Skelette aus Kieselsäure (Kieselschwämme, Radiolarien), einige wenige aus Magnesiumkarbonat (Thalamophoren) oder aus Strontiumsulfat (Acanthometriden) auf. Serpula filigrana speichert Magnesiumkarbonat so reichlich auf, daß dieses bis $1\frac{1}{2}\,\%$ des Gewichtes ausmacht. Neben der Kieselsäure spielt aber Calciumkarbonat als Skelettsubstanz die Hauptrolle.

Ebenso wichtig wie die spezielle Zusammensetzung des Wassers ist dessen gesamter Salzgehalt in seinem Einfluß auf die Tierwelt. Gewöhnlich spielt in dem Salzgehalt des Wassers das Chlornatrium, das Kochsalz, die Hauptrolle. Speziell nach dem Gehalt an diesem Stoff unterscheiden wir Meerwasser oder Salzwasser vom Süßwasser. Eine Zwischenstufe zwischen beiden stellt das Brackwasser dar, welches in der Regel durch Einströmen von Flüssen und Bächen in mehr oder minder abgeschlossenen Meeresteilen entsteht, und welches sich auch in dem Mündungsgebiet der Flüsse bildet.

Wie wir gesehen haben, besitzt das Meerwasser einen Salzgehalt von 3—4 %. Eine Konzentration von 5 % ist für sehr viele Meerestiere tödlich. Ebenso ist Süßwasser den meisten Meerestieren verderblich; die Süßwassertiere dagegen vertragen Meerwasser nicht. Große Gruppen von Tieren kommen ausschließlich im Meerwasser vor, eine relativ kleinere Anzahl von Gruppen ist auf das Süßwasser beschränkt. Meerwassertiere sind unter den Protozoen die polythalamen Foraminiferen und alle Radiolarien; die große Mehrzahl der Schwämme sowie der Nesseltiere sind ebenfalls marin, nur kleine umgrenzte Abteilungen derselben leben in Süßwasser. Alle Echinodermen, Brachiopoden, Tunikaten sind Meeresbewohner. Unter den Wirbeltieren gehört fast die Gesamtheit der Haie dem Meer an. Auch in anderen Tiergruppen zählen sehr große Abteilungen ganz oder fast ganz zur Meeresfauna, so z. B. unter den Würmern fast alle Nemertinen, fast alle Polychaeten, alle Gephyreen, unter den Mollusken die Solenogastren, die Amphineuren, Nudibranchier und Cephalopoden; das gleiche gilt für die Formenfülle der höheren Krebse.

Ausschließlich im Süßwasser finden sich wenige größere Abteilungen des Tierreichs. Nur im Süßwasser leben die heutigen Lungenfische, die Amphibien und ihre Larven und unter den Moostierchen die Phylaktolämen. Sonst sind es meist kleine, aber in sich abgeschlossene Gruppen, vielfach nur Familien des Tierreichs, welche in ihrem Vorkommen auf das Süßwasser beschränkt sind. So sind Süßwasserbewohner unter den Mollusken die Unioniden und Limnäiden, unter den höheren Krebsen die Aselliden, die Astaciden und Potamoniden, also Wasserasseln, Flußkrebse und -krabben. Unter den niederen Krebsen sind die Cladoceren fast nur im süßen Wasser zu finden, ebenso die Limikolen unter den oligochaeten Würmern und die Mehrzahl der Blutegel. Fast alle wasserbewohnenden Insektenlarven kommen nur in Süßwasser vor. Als Beispiele süßwasserbewohnender Fischfamilien nennen wir schließlich die Cypriniden, die Siluriden, Cichliden.

Noch beschränkter ist die Bedeutung der Brackwassertiere für das gesamte Tiersystem. Wir können kaum eine der höheren Kategorien des Tierreichs als charakteristisch für das Brackwasser angeben; meist handelt es sich nur um Gattungen, sehr oft nur um Arten aus Gruppen, welche sonst vorwiegend Meerwasser oder Süßwasser bewohnen, die das Brackwasser bevorzugen. Wir nennen einige dieser Formen: den Hydroidpolypen Cordylophora lacustis, die Muschel Dreyssensia polymorpha, unter den Schnecken die Neritinen, von Krebsen die Kopepodengattungen Laophonte, Iliophilus, Pseudodiaptomus usw., die Deka-



Abb. 692.
Cordylophora lacustris, Stock aus Süßwasser des sog. salzigen Sees bei Halle. An Binsenrohr sich emporrankend. Polypenköpfe besonders dicht gedrängt nahe der Oberfläche des Wassers.
Nat. Größe. Orig. nach der Natur

poden Acetes, Palaemonetes, Varuna und Sesarma und schließlich viele Rädertiere (Varietäten von Anuraea-Arten, Notholca labis, Synchaeta-Arten), Cladoceren (Diaphanosoma, Moina, Corniger maeoticus, Bosmina maritima), die Fische der Gattung Gasterosteus, die Cyprinodonten, vor allem die Gattung Fundulus.

Während viele Tiere gegen Schwankungen im Salzgehalt des Mediums sehr empfindlich sind, vertragen andere große Gegensätze. Wir bezeichnen die ersteren als stenohaline, die letzteren als euryhaline Tiere. Die Beobachtung ihrer Lebensweise belehrt uns darüber, daß z. B. Lachse, Störe, Aale, Stichlinge und andere Fische, welche ungestraft vom Süßwasser ins Salzwasser und in umgekehrter Richtung wandern, große Schwankungen der Salinität vertragen können. Dagegen sind Heringe, Sprotten, Sardinen, Labriden und sehr viele Haie gegen Aussüßung des Wassers sehr empfindlich. Nach Beudant sind folgende Mollusken euryhalin: Ostraea, Cardium, Venus, Patella, Purpura, Turbo, während Haliotis, Buccinum, Tellina, Pecten und Chama stenohalin sind. Wie eigenartig die Unterschiede der einzelnen Tierformen in dieser Beziehung sein können, darüber belehren uns z. B. Arten wie der Hering. Wir haben oben (S. 525) gehört, daß die Gesamtart in Wasser von allerverschiedenstem Salzgehalt bis herab zu $^1/_2$ % laicht. Dabei sind aber die einzelnen Rassen und Individuen an einen ganz bestimmten Salzgehalt streng gebunden. So laichen die Bohuslänheringe der schwedischen Westküste in Meerwasser von 3,2—3,3 %; dringt vom Westen her atlantisches Wasser von 3,5 % in das Gebiet der Heringsbänke, so bleiben die Laichschwärme aus.

Man hat viele Experimente angestellt, um sich über die Anpassungsfähigkeit von Tieren an verschiedenen Salzgehalt zu unterrichten. Solche Experimente sind an Amöben und Infusorien, an Würmern, Krebsen, Mollusken und Fischen vorgenommen worden. Es hat sich dabei herausgestellt, daß viele Tierarten eine ganz allmähliche Steigerung oder Verringerung des Salzgehaltes sehr gut vertragen, daß aber dessen plötzliche Veränderung verderblich wirkt. So gelang es, Süßwassertiere bei allmählichem Zusatz von Salz während der sechs Monate vom April bis September an einen Salzgehalt von

4 % zu gewöhnen. Dabei verhielten sich die verschiedenen Tierarten verschieden. Bei Versuchen, welche an Mollusken durchgeführt wurden, lebten nach sechs Monaten in der 4 %igen Salzlösung Tiere aus folgenden Gattungen noch gut weiter: Limnaea, Physa, Planorbis und Ancylus. Dagegen starben im Verlauf des Versuches die meisten Individuen von Paludina vivipara, Bythinia tentaculata und Neritina fluviatilis. Noch ehe das Wasser einen Salzgehalt von 4 % erreicht hatte, waren alle Individuen von Unio, Anodonta und Sphaerium gestorben. Umgekehrt vertrugen die Schnecken Patella vulgata, Turbo neritoides, Purpura lapillus, die Muscheln Arca barbata, Venus maculata, Cardium edule, Ostrea edulis, Mytilus edulis und die Seepocke Balanus striatus die in neun Monaten vollzogene Überführung in reines Süßwasser, in welchem sie noch 14 Tage lebten. Von Mytilus edulis z. B. starb während des ganzen Versuchs kein einziges Stück, dagegen von den Schnecken Haliotis tuberculata, Buccinum undatum und den Muscheln Tellina incarnata, Pecten, Fissurella und Chama erlebte kein Exemplar das Ende des Experiments. Ähnliche Versuche sind von anderen Forschern an Tieren aller möglichen Gruppen durchgeführt worden, immer mit dem nämlichen Resultat. So können Carcinus maenas, der Fisch Lepadogaster gouanii, Actinia mesembryanthemum in 80% Süßwasser leben. Ringelwürmer dagegen, z. B. Capitella capitata und Spio fuliginosus, vertragen nach Eisig keinen sehr großen Süßwasserzusatz.



Abb. 693. Stöckchen von Cordylophora lacustris. Vergr. 15mal. Orig. nach der Natur.

Euryhaline Tiere vertragen einen ganz plötzlichen Übergang aus Süßwasser in Salzwasser und umgekehrt; die Miesmuscheln und Seepocken (Balaniden), welche oft auf Felsen wachsen, die bei der Ebbe bloßgelegt werden, werden nicht selten bei plötzlichen Regengüssen von Süßwasser vollkommen überschwemmt, ohne darunter Schaden zu leiden. So finden wir besonders unter den litoralen Tieren euryhaline Formen. Unser einheimischer Stichling ist der Typus eines euryhalinen Tieres, während ein etwa ebenso großer Fisch des Süßwassers, der Bitterling (Rhodeus amarus L.), ein ebenso ausgesprochenes stenohalines Geschöpf ist. Wirft man einen Stichling und einen Bitterling gleichzeitig aus einem Aquarium mit Süßwasser in ein solches mit Seewasser, so liegt der Bitterling bald sterbend an der Oberfläche, während der Stichling munter weiter schwimmt; auch nach längerem Aufenthalt im Seewasser zeigt der letztere keinerlei Schädigung. Ja, man kann ihn nach einiger Zeit wieder in das Süßwasser zurückbringen, und er verträgt diesen schroffen Übergang ebenso gut.

Der Tod von stenohalinen Tieren beim plötzlichen Übergang von Süßwasser in Meerwasser oder umgekehrt erfolgt durch die plötzlichen osmotischen Ausgleichserscheinungen,

welche vor allem die Haut und die Kiemen betreffen, deren Schrumpfung also Turgoränderung und so die Erstickung des Tieres zur Folge haben. Im weiteren Verlauf des Experimentes können außerdem Quellungen durch Wasseraufnahme, Schrumpfungen und Sistierung des Stoffwechsels durch Wassermangel in den verschiedensten Organen eintreten. Es liegen also keine Giftwirkungen von Salzen oder der Salzlosigkeit, sondern nur osmotische Schädigungen, vor allem Turgoränderungen vor. Man kann dies durch einen einfachen Versuch beweisen. Man verwendet zu demselben zwei gleichgroße Meerestiere der gleichen Art. Nr. 1 derselben setzt man in Süßwasser, Nr. 2 in eine Zuckerlösung vom gleichen osmotischen Druck wie Meerwasser. Während Nr. 2 noch stundenlang leben kann, stirbt Nr. 1 nach wenigen Minuten und hat im Gegensatz zu Nr. 2 sehr an Gewicht abgenommen. Der Tod tritt bei den stenohalinen Tieren eines Versuchs bei allen Individuen fast gleichzeitig ein: man spricht daher von einem „kritischen Punkt" ihrer Anpassungsfähigkeit. Bei den meisten Meerestieren liegt er bei Verringerung des Salzgehalts des Mediums um etwa ein Drittel.

Die osmotischen Vorgänge wirken natürlich besonders intensiv auf die Körperflüssigkeiten der Tiere ein. Nach L. Frédéricq und Botazzi sind im allgemeinen die Körpersäfte der meerbewohnenden Wirbellosen und unter den Wirbeltieren der Haie mit dem Meerwasser isotonisch. Bei ihnen kommt es also normalerweise zu keinen Ausgleichsströmungen an der Körperoberfläche, und wir brauchen da bei ihnen keine besonderen Schutzvorrichtungen anzunehmen. Haie enthalten in ihrer relativ salzarmen Körperflüssigkeit große Mengen von Harnstoff (2—3%); dadurch wird das osmotische Gleichgewicht erreicht. Die Grenzflächen ihres Körpers gegen das äußere Medium verhalten sich wie semipermeable Membranen und lassen einen Austausch in beiden Richtungen nicht zu. Im allgemeinen haben Meerestiere einen bedeutend höheren Salzgehalt ihrer Blutflüssigkeit oder sonstiger Körperflüssigkeiten als die mit ihnen nächstverwandten Süßwassertiere. So finden sich nach den Untersuchungen von Frédéricq im Blut des Flußkrebses 0,94% Salze, im Blut mariner Krabben dagegen 3,37%. Die gleiche Krabbenart kann im Mittelmeer bis zu 3,39% Salze im Blut enthalten, während sie in den fast ausgesüßten Buchten, den Lochs, Schottlands nur 1,48% aufweisen. Überhaupt haben die Krabben des Mittelmeers einen höheren Salzgehalt im Blut als diejenigen des Ozeans. Nach Versuchen Frédéricqs hat Carcinus maenas in der Bretagne über 3% Salze im Blut, verdünnt man das Aquariumswasser auf einen Salzgehalt von 1,9%, so kann die Krabbe ohne zu sterben ihren Salzgehalt auf 1,99%, ja bei weiterer Verdünnung des Mediums auf 1,56% herabsetzen. Bei einem Tier, welches allmählich an den höheren Salzgehalt des umgebenden Mediums gewöhnt wird, steigt in einem entsprechenden Verhältnis während der Anpassung der Salzgehalt der Körperflüssigkeiten. Umgekehrt sinkt er bei einem Tier, das etwa aus Meerwasser in Süßwasser übertragen, sich an letzteres gewöhnt. Wahrscheinlich spielen bei diesen Vorgängen die Membranen der Körperoberflächen eine große Rolle. Je durchlässiger sie sind, um so rascher muß der Durchtritt der Salze aus dem Körper in das umgebende Medium oder umgekehrt, aus dem Medium in den Körper erfolgen; um so stürmischer müssen die Ausgleichsreaktionen sein, um so rascher ändert sich der Turgor, um so größer wird die Gefahr für Gewebezerreißung, Veränderung der feinsten Zellstrukturen und sonstige Schädigungen des Organismus. Wir müssen daher annehmen, daß die euryhalinen Tiere relativ undurchlässige Körpermembranen besitzen, während die letzteren um so durchlässiger sein müssen, je ausgesprochener stenohalin eine Tierart ist. Doch liegen noch kaum exakte Versuche hierüber vor, und es ist möglich, daß ähnliche Verhältnisse obwalten, wie sie neuerdings das Studium der Turgeszenzerscheinungen bei den Pflanzen kennen gelehrt hat.

Speziell bei den Knochenfischen, bei denen wir so viele euryhaline Formen antreffen, müssen die Körpermembranen wohl eine besondere Beschaffenheit haben. Die marinen Formen haben eine viel geringere molekulare Konzentration des Bluts, als dem Meerwasser entsprechen würde. Die Süßwasserfische haben umgekehrt ein Blut, welches viel salzreicher ist als das umgebende Medium. Auch die wirbellosen Süßwassertiere haben, soweit dies untersucht ist, stets eine viel höhere Salzkonzentration als das umgebende Wasser. Vgl. die obige Angabe für den Flußkrebs und die Tatsache, daß die Teichmuschel im Blut zehnmal soviel anorganische Substanzen aufweist, als im Süßwasser enthalten sind. Bei all diesen das Süßwasser bewohnenden Wirbellosen müssen also die Körpermembranen wohl eine besondere Beschaffenheit haben. Wir verstehen daher wohl, daß die Süßwassertierwelt gegenüber derjenigen des Meeres so arm ist, daß nicht alle Tierstämme in ihr vertreten sein können. Viele Tiere konnten sich eher an das Luftleben als an das Süßwasser anpassen und sind daher auf dem Umweg über die Luft zu Süßwassertieren geworden, z. B. Insekten, Spinnen und Lungenschnecken.

In der freien Natur stellen naturgemäß die euryhalinen Tiere ein Hauptkontingent zur Besiedelung des Brackwassers. Wir haben oben schon erwähnt, daß Brackwasser sich hauptsächlich in Flußmündungen und Küstenlagunen findet; auch Meeresbuchten oder abgeschlossene Meeresteile, in welche reichlich Süßwasser einmündet, sind von Brackwasser erfüllt. Die charakteristischsten Brackwassergebiete der europäischen Küsten sind das Asowsche Meer, jener durch die Krimhalbinsel abgetrennte Teil des Schwarzen Meers, und die Ostsee. Letztere ist sowohl in ihren physikalischen als auch in ihren biologischen Verhältnissen sehr genau untersucht. Sie stellt eine Art von großer Bucht der Nordsee dar, mit der sie durch die schmalen Meerengen des Sund, des Großen und Kleinen Belt zusammenhängt. Zahlreiche große Flüsse münden in dieses Binnenmeer ein, die Oder, die Weichsel, die russischen, finnischen und schwedischen Flüsse. Zwar strömt immer salzreiches Wasser von der Nordsee aus in die Ostsee, aber niemals in einem genügenden Betrag, um ihren Salzgehalt demjenigen des freien Meeres gleichzumachen. Dazu kommt noch, daß bei dem nicht allzu warmen und ziemlich regenreichen Klima die Verdunstung nicht beträchtlich ist. So finden wir denn, je weiter wir uns von der Nordsee entfernen und nach Osten fortschreiten, einen um so geringeren Salzgehalt. Im Bottnischen und Finnischen Meerbusen ist an manchen Stellen, je nach der Jahreszeit, sogar reines Süßwasser vorhanden. Die Osthälfte der Ostsee unterscheidet sich nun, wie in ihrem Salzgehalt, so auch in der Zusammensetzung ihrer Tierwelt erheblich von dem der Nordsee in jeder Beziehung sich allmählich annähernden westlichen Teil.

Im Westen der Ostsee finden sich im Durchschnitt auf 1000 g Wasser noch:

Chlornatrium	3,67
Chlorkalium	0,51
Chlormagnesium usw.	0,24
im ganzen	4,76 g Salze.

Es sind also in diesem Brackwasser der Ostsee nur 0,4 bis 0,5% Salz enthalten. Es zeigt sich nun, daß entsprechend der Abnahme des Salzgehaltes nach Osten hin die Fauna immer artenärmer wird. Es ist überhaupt ein Kennzeichen der Tierwelt des Brackwassers, daß sie sehr artenarm aber individuenreich ist. Gegen den Ausgang der Ostsee hin finden wir das süße oder salzarme Wasser über dem salzreichen der Tiefe gelagert. Das salzreiche Tiefenwasser enthält dann immer noch mehr Tiere, und zwar ausgesprochenere Meerestiere als

das Oberflächenwasser. Schon im Kattegatt und im Großen Belt ist das Wasser der Tiefe sehr viel salzreicher als dasjenige der Oberfläche. Bringt man in diesem Gebiet in der Tiefe gefangene Tiere in das Oberflächenwasser, so sterben sie infolge der Turgoränderung ab.

In der Westhälfte der Ostsee mit ihrem relativ noch salzreicheren Wasser findet sich eine ziemlich reiche marine Fauna von nordatlantischem Charakter. Die Verschiedenheit gegenüber der sehr verarmten Fauna des östlichen Teils ergibt sich am deutlichsten aus folgender Zusammenstellung: in der westlichen Ostsee finden sich noch Kalkschwämme, Aktinien, Lucernarien, Ktenophoren, Echinodermen, Sagitten, Tunikaten und Opisthobranchier; alle diese Gruppen fehlen der östlichen Ostsee vollkommen. Von Hydrozoen kommen in der westlichen Ostsee 15 Arten vor; 13 von ihnen fehlen der Osthälfte, welche nur zwei Arten aufzuweisen hat, von denen die eine Cordylophora lacustris ist, die, wie wir später sehen werden, eine euryhaline, sich leicht an das Süßwasser anpassende Form darstellt. Von den 31 in der westlichen Ostsee vorkommenden polychaeten Anneliden fehlen in der östlichen 22. Im Osten fehlen die Austern vollkommen, welche aber, wie viele andere marine Formen, noch in prähistorischer, also geologisch sehr junger Zeit dort vorkamen.

So läßt sich für alle Tiergruppen eine bedeutende Verarmung im Osten feststellen; je mehr wir nach Osten vordringen, um so mehr finden wir die Fauna ausschließlich aus euryhalinen Formen zusammengesetzt. Je mehr der Salzgehalt abnimmt, um so mehr Formen bleiben zurück, deren Ausbreitung durch bestimmte Minimalsalzgehalte Schranken gesetzt sind. So findet sich unter den Mollusken z. B. Tellina baltica bis zum Nordquark, Cardium edule bis Christinestad, Mytilus edulis bis Wasa, Mya arenaria bis zum Alandarchipel und schließlich Littorina litorea und Tellina tenuis noch bei Reval.

Besonders charakteristisch ist die Verkümmerung der Individuen mariner Arten, welche mit dem sinkenden Salzgehalt nach Osten zunimmt (Abb. 694 A u. B). So ist z. B. die Schale der Miesmuschel (Mytilus edulis L.) bei Kiel 8,9 cm, bei Gotland 4 cm, an der Küste von Finland nur mehr 3,6 cm lang. Ganz entsprechende Zwergformen finden sich im Osten bei den Muscheln Cardium edule (Abb. 694 E u. F), Tellina baltica (Abb. 694 C u. D) und Mya arenaria (vgl. Abb. 669 S. 799). Letztere hat im Westen der Ostsee eine Schalenlänge von 100 mm., im Finnischen Meerbusen schwankt die Maximalgröße zwischen 77 und 55 mm, während sie im Bottnischen Meerbusen nur mehr 36,5 mm erreicht. Die Individuen der Fischarten Mullus surmuletus, Trigla gurnardus, von Scomber und Caranx sind in der Ostsee im erwachsenen, geschlechtsreifen Zustand nur halb so lang als in der Nordsee. Auch sonst ist im Brackwasser die entsprechende Beobachtung gemacht worden; die Meduse Cosmetira punctata des Mittelmeers tritt im Brackwasser von Cette in der kleinen Form C. salinarum auf; die Purpurschnecke Purpura lapillus wird ebenfalls im Brackwasser kleiner. Von den Stichlingen (Gasterosteus aculeatus und pungitius) wird je eine größere Varietät (trachurus) im Meer und eine kleinere (leiurus) im Süßwasser unterschieden. Diese Verringerung der Körpergröße scheint bei den meisten Arten eine nicht vererbte, individuell erworbene Eigenschaft zu sein. Nach den Untersuchungen von Brandt wurde der Kaiser-Wilhelm-Kanal, nachdem im Jahre 1895 Meerwasser aus der Kieler Bucht in ihn eingelassen worden war, von Miesmuscheln besiedelt. Auch an diesen Exemplaren, deren Eier noch im salzreichen Meerwasser entstanden und befruchtet worden waren, ließ sich von Ost nach West, also auch hier mit dem abnehmenden Salzgehalt, eine Verringerung der Schalengröße bei den in die Geschlechtsreife eintretenden Individuen nachweisen. Die Verringerung der Körpergröße ist aber bei manchen Bewohnern der Ostsee scheinbar zu einer erblichen Eigenschaft geworden. Es sind dies Tiere, welche ihre nächsten Verwandten im arktischen Eismeer

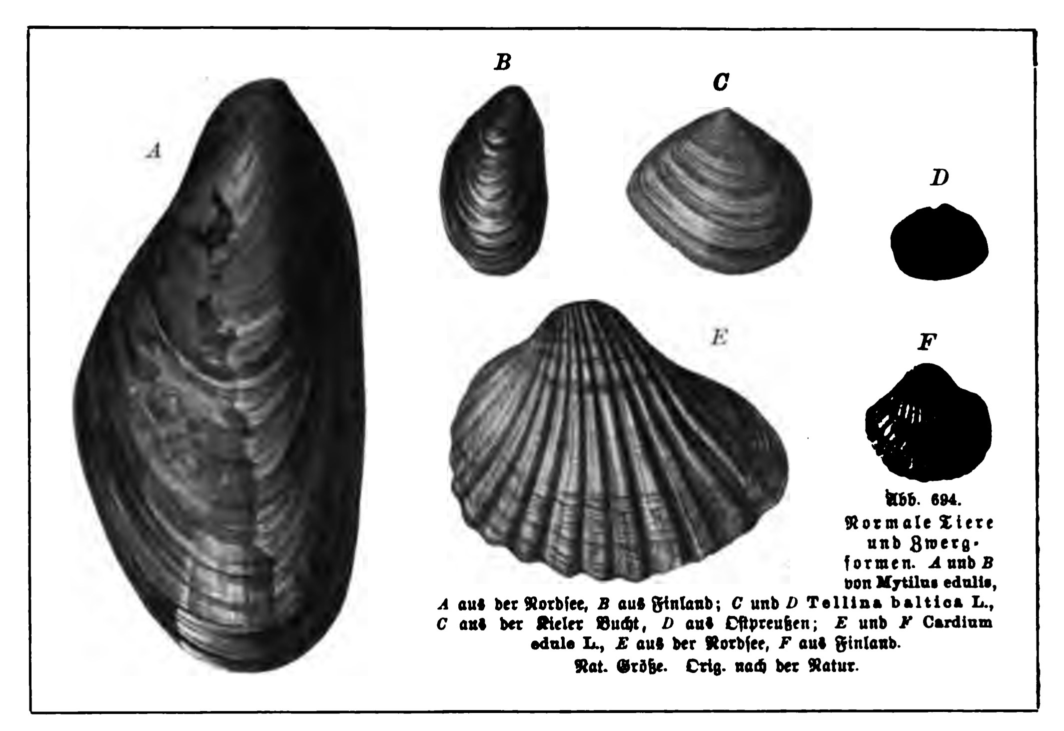


Abb. 694. Normale Tiere und Zwergformen. *A* und *B* von Mytilus edulis, *A* aus der Nordsee, *B* aus Finland; *C* und *D* **Tellina baltica L.**, *C* aus der Kieler Bucht, *D* aus Ostpreußen; *E* und *F* Cardium edule L., *E* aus der Nordsee, *F* aus Finland. Nat. Größe. Orig. nach der Natur.

besitzen. Da die hier in Betracht kommenden Formen, so vor allen die Crustaceen Mysis oculata var. relicta, Idotea entomon, Pontoporeia affinis (Abb. 695 S. 832) und Stichaeus islandicus in den zwischen Ostsee und Eismeer liegenden Gebieten fehlen, so nimmt man an, daß sie während der Eiszeit in das Ostseebecken eingewandert sind. In jener Zeit hatte nämlich die Ostsee sowohl über Südschweden als auch über Rußland eine breite Verbindung mit dem Eismeer; Skandinavien war damals eine Insel.

Wir können von vornherein vermuten, daß im salzarmen Wasser gewisse Körperbestandteile der Tiere mangelhaft zur Entwicklung gelangen. So wurde festgestellt, daß bei den Nacktschnecken Polycera ocellata und Ancula cristata schon in der Kieler Bucht Kalkkörper im Mantel fehlen, während sie bei den gleichen Arten in der Nordsee wohlausgebildet sind.

Tiere, welche dadurch, daß ihnen der Rückzug abgeschnitten wurde, gezwungenerweise in einem Gebiet zurückblieben, welches früher mit seiner Umgebung in einem kontinuierlichen Zusammenhang stand, bezeichnet man als **Relikten**. Relikten kommen besonders in Seen vor, deren früherer Zusammenhang mit dem Meer unterbrochen wurde. Solche Binnenseen können entweder noch heute salzhaltiges Wasser enthalten, oder sie sind mehr oder minder vollkommen ausgesüßt. Wenn im ersteren Fall durch die Verdunstung der Salzgehalt nicht auf ein Maß gesteigert ist, das weit über den Normalgehalt des Seewassers hinausgeht, so finden wir eine Tierwelt, welche in ihrer gesamten Zusammensetzung noch sehr an diejenige des Meers erinnert. Ein solcher Reliktensee ist z. B. das Kaspische Meer. In ihm wie im Aralsee finden sich typische Meerestiere, welche zu ihrem Leben einen erheblichen Salzgehalt des Wassers verlangen. Zur kaspischen Fauna gehören z. B. die Foraminiferen Rotalia veneta und Textularia caspia, ferner die Schwämme Reniera flava, Amorphina caspia und Metschnikowia tuberculata Dazu kommen einige Formen, welche sich leichter an salzarmes Wasser gewöhnen, wie z. B. der Seehund Phoca caspica, einige Muscheln, so Cardium edule, und die vorhin schon für die Ostsee erwähnten Krebse

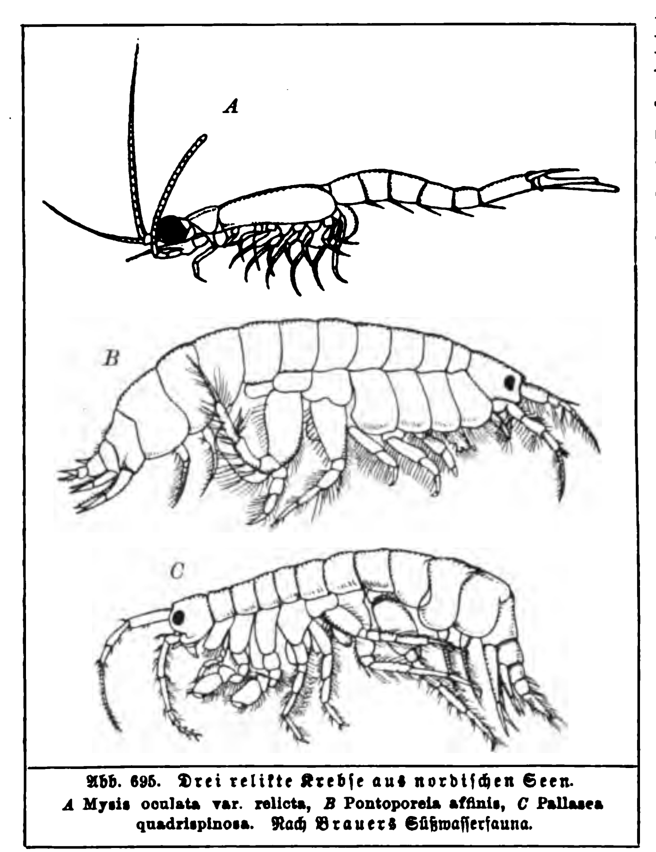


Abb. 695. Drei relikte Krebse aus nordischen Seen.
A Mysis oculata var. relicta, B Pontoporeia affinis, C Pallasea quadrispinosa. Nach Brauers Süßwasserfauna.

Idotea entomon und Mysis oculata var. relicta. Diese beiden Krebsarten finden sich auch in einigen schwedischen und norddeutschen Seen, z. B. dem Madüsee nach Weltner und Samter, wo man sie als Relikten aus der Eiszeit auffaßt. Besonders interessant ist die Reliktenfauna in den schwedischen Seen, dem Wenern-, Wettern- und Mälarsee, sowie in den russischen Ladoga-, Onega- und Peipusseen. In ihnen kommen außer den genannten Arten von Mysis, Idotea und Pontoporeia noch andere Relikten vor, so z. B. Gammaracanthus loricatus Sav. und der Fisch Cottus quadricornis, welcher sich im Wettern- und Ladogasee findet. Im Ladoga- und Onegasee kommt auch ein Seehund Phoca annulata vor. Einzelne Relikten der Eiszeit enthalten auch die großen alpinen Randseen, der Genfer-, Züricher-, Zuger- und Vierwaldstättersee. Es sind dies z. B. die Plattwürmer Monotus morgiensis und Plagiostoma lemani sowie die Nemertine Testrastemma lacustris. Auch im Gardasee kommen einige Tierformen vor, deren Abstammung wohl auf einen früheren engen Zusammenhang mit dem Mittelmeer hinweist. Es sind dies der Krebs Palaemonetes varians und die Fische Alosa finta, Blennius vulgaris sowie Gobius fluviatilis. Im See Tiberias in Palästina finden sich gleichfalls solche Fische, so Blennius varisus und B. lupulus.

Ein Reliktensee mit ganz besonders interessanten Formen von offensichtlich marinem Ursprung ist der sibirische Baikalsee. In ihm kommen Spongien, Würmer, Moostierchen, Mollusken und Fische von ausgesprochen marinem Charakter vor. Auch hier finden wir einen Seehund, Phoca baicalensis, welcher der vorhin erwähnten Ph. annulata nahe steht; unter den Fischen sind einige eigenartige nur hier nachgewiesene Gattungen vertreten, so z. B. Comephorus und einige Kottiden, z. B. Asprocottus, Abyssocottus, Limnocottus und Cottomephorus. Sehr auffallend ist das Vorkommen von mehreren hundert Arten von Gammariden, von denen einige Tiefenformen mehrere Zentimeter lang werden und eine Art (Constantia branicki) pelagisch leben soll. Unter den Mollusken ist der einzige bekannte süßwasserbewohnende Opisthobranchier (Ancylodoris baicalensis) hervorzuheben. Auch unter den Würmern nimmt eine Form eine einzigartige Stellung ein, es ist dies ein polychaetes Annelid, nämlich die Sabellide Dybowskyella baicalensis. Auch sie ist die einzige Vertreterin ihrer Klasse im Süßwasser, wenn nicht die im Plankton des gleichen Sees aufgefundenen Trochophora-Larven noch einer zweiten Form angehören. Die Schwämme der Gattungen Lubomirskia sind große, massige Bildungen; ihre nächsten Verwandten wurden

im Beringsmeer gefunden. Diese merkwürdige Kombination von Tieren mariner Zugehörigkeit mit den ebenfalls sehr eigenartigen echten Süßwasserformen des Baikalsees berechtigt zu der Annahme, daß dieser ein schon seit sehr langer Zeit vom Meere abgeschnittenes Seebecken darstellt. Auch die geologischen Befunde bestärken diese Annahme, denn es lassen sich in der ganzen Umgebung des Sees keine marinen Ablagerungen nachweisen.

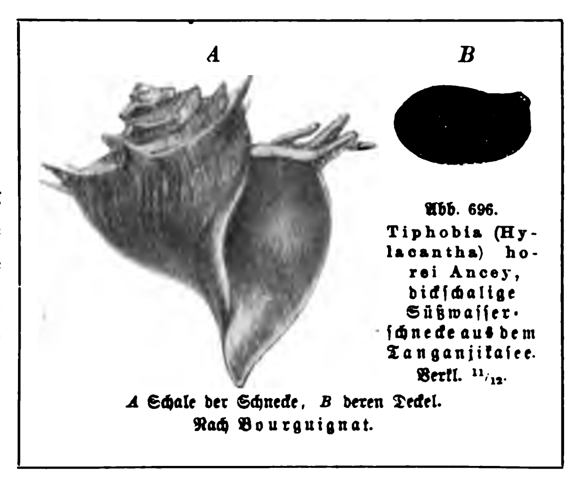


Abb. 696. Tiphobia (Hylacantha) horei Ancey, dickschalige Süßwasserschnecke aus dem Tanganjikasee. Verkl. 11/12. A Schale der Schnecke, B deren Deckel. Nach Bourguignat.

Auch die großen Kanadischen Seen sind Reliktenseen; so kommen im Michigansee Fische der Gattung Triglopsis und ähnliche Krebsformen wie in den europäischen Reliktenseen vor (Mysis relicta, Pontoporeia-Arten).

Von anderen Binnenseen, welche eine in mancher Beziehung an die marine Fauna erinnernde Tierwelt besitzen, nimmt man an, daß dieselbe ihren Charakter nicht so sehr einer Abstammung von marinen Vorfahren als vielmehr einer konvergenten Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen in den großen, tiefen, stürmereichen Seebecken verdanke. Das gilt z. B. von dem Paloposee in Celebes, welchen die Sarasins erforscht haben, und vor allem von dem sehr eigenartigen afrikanischen Tanganjikasee. Derselbe weist in seinen tiefen Regionen eine Anzahl von merkwürdigen, dickschaligen Schnecken auf. Unter diesen wären besonders die Naticide Spekia, die Purpuriniden Paramelania und Bythoceras, die Planaxide Tanganjikia, die Xenophoride Chytra und schließlich die für den Tanganjika allein charakteristische Familie der Tiphobiiden mit den Gattungen Tiphobia (Abb. 696 A u. B), Bathanalia und Limnotrochus hervorzuheben. Diese Formen scheinen mit jurassischen Schnecken eine auffallende Ähnlichkeit zu besitzen. Da diese Prosobranchier Familien von mariner Verwandtschaft angehören, so muß man annehmen, daß der Tanganjikasee vor sehr langer Zeit vom Meer abgetrennt wurde, als sie vielleicht schon ans Süßwasser angepaßt waren.

Wie ein Reliktensee entsteht und wie seine Fauna sich verändert, davon geben uns Beobachtungen, welche an der Murmanküste gemacht worden sind, ein gutes Bild. Eine Bucht des Weißen Meeres an der Küste der Insel Kildin hat sich dort durch Hebung des Strandes geschlossen und den Mugilnojesee gebildet. Im Jahre 1888 hatte Knipowitsch dessen Fauna untersucht und eine reiche, ausschließlich marine Fauna, zusammengesetzt aus den charakteristischen Arten des Weißen Meeres, gefunden. Zehn Jahre später besuchten Römer und Schaudinn den See. Sie fanden ihn stark ausgesüßt; die Oberfläche bis zur Tiefe von 5 m enthielt beinahe reines Süßwasser (0,5% Salzgehalt). In der Tiefe, welche bis 16 m beträgt, war noch salzreiches Meerwasser (3,5%). In der über diesem gelagerten Süßwasserschicht fanden sich nun vor allem Süßwassertiere: Kopepoden und Daphniden in Süßwasserformen, Chironomus-Larven; daneben allerdings auch echte Meerestiere, wie Medusen (Cyaneen und Tiariden). In der Tiefe jedoch war die allerdings verarmte Meeresfauna noch erhalten, zusammengesetzt aus Dorschen, Centronotus gunellus, Polychaeten, Ascidien usw. Von der ehemals viel reicheren marinen Fauna zeugten im Schlamme des Grundes eingebettete subfossile Hartteile vieler Arten.

Von den bisher erwähnten Reliktentieren nahmen wir an, daß ihr Vorkommen im Süßwasser auf einen Zwang zurückzuführen ist, den geologische Ereignisse auf sie ausübten.

Sie blieben in ihrem Heimatsgewässer am Leben, während dasselbe allmählich zum Süßwasserbecken wurde. Ihnen gegenüber steht eine Anzahl von Tieren, von denen wir vermuten müssen, daß sie freiwillig in das Süßwasser vordringen. Solche Formen finden wir vor allem in Flüssen, die jetzt noch in einer freien Verbindung mit dem Meere stehen. Ja einige der erwähnten Formen kommen sogar gleichzeitig in Meer- oder Brackwasser und im Süßwasser vor, haben sogar eventuell ihr Hauptverbreitungsgebiet in jenen salzreicheren Gewässern. Ein derartiges Beispiel haben wir vorhin schon in Gestalt der Miesmuschel kennen gelernt, als wir deren Vordringen in den Kaiser-Wilhelm-Kanal besprachen. Gerade Muscheln scheinen öfter solche Vorstöße ins Süßwasser zu unternehmen; so ist dies von Mytilus-Arten auf Trinidad bekannt, und bei Rio de Janeiro sollen sogar Arten von Pholas, Teredo und Solen sich im Süßwasser finden, ebenso im tropischen Ostasien Teredo, Arca und Solenocurtus. Eine Mytilide, welche ursprünglich das Brackwasser bewohnte, ist während des letzten Jahrhunderts von Südrußland her durch Flüsse und Kanäle über einen großen Teil von Mittel- und Westeuropa vorgedrungen. Es ist dies Dreyssensia polymorpha; ihre Ansiedelung in den oft kleinen Binnengewässern ist um so erstaunlicher, als sie freischwärmende Larvenstadien besitzt. Sie ist so an das Süßwasser angepaßt, daß sie z. B. in den Gewässern des Kaiser-Wilhelm-Kanals in Massen zugrunde ging, als das Seewasser einströmte.

Einen ganz ähnlichen Siegeszug in das Binnenland hat der Brackwasserpolyp Cordylophora lacustris angetreten, welcher durch die Flüsse bis in das Herz von Zentraleuropa gewandert ist. Er ist in die Seine bis Paris, durch die Elbe bis in die Havelseen und in das Gebiet der Saale, auch weit in den Rhein vorgedrungen. Auch einige andere Cölenteraten zeigen die Neigung, das Süßwasser aufzusuchen. So beobachtet man z. B. die Meduse Crambessa tagi im Tajo bis nach Lissabon aufwärts. Keller fand im Suezkanal und im Timsahsee bei Ismailia eine Rhizostoma und Cassiopeia andromeda. Im Kaiser-Wilhelm-Kanal trat schon sehr bald nach dem Einströmen des Meerwassers in dem brackigen Wasser nach Brandt Aurelia aurita, Cyanea capillata, das Krebschen Mysis vulgaris und viel marines Plankton auf. Die genannten Medusen gehen ja in kleinen Formen auch weit nach Osten in die Ostsee. Nicht wenige Crustaceen marinen Ursprungs finden wir als mehr oder minder dauerhafte Ansiedler im Süßwasser. Schon unter den niederen Vertretern dieser Klasse finden sich Beispiele hierfür. In den Gräben der Pontinischen Sümpfe kommt Sphaeroma fossarum, im Müggelsee bei Berlin eine Corophium-Art vor. Noch häufiger sind Beispiele unter den höheren Krebsen; so stellt die ganze Gattung Palaemon eine Gruppe ganz naher Verwandten der Gattung Leander dar, welche alle im Süßwasser leben, während die letztere ausschließlich das Meer bewohnt. Eine Peneus-Art (P. brasiliensis) findet sich hoch oben in den Flüssen Brasiliens. Ihre ausgesprochene Euryhalinität bewähren viele Grapsiden, so z. B. Arten der Gattungen Grapsus, Sesarma und Varuna, indem sie sowohl im freien Meer als auch im Brackwasser und im reinen Süßwasser leben. Solche Meerestiere verschleppen auch ihre marinen Parasiten ins Süßwasser. So hat Semper in den Bergbächen der Philippinen, in der Kiemenhöhle einer Palaemon-Art eine parasitische Assel (Bopyrus adscendens) entdeckt. Cymothoa amurensis findet sich an Süßwasserfischen des Amur, Aega an solchen der Tropen als Parasit. Zschokke hat gezeigt, daß auch der Lachs seine marinen Parasiten in die Flüsse mitbringt.

Haben wir früher schon viele Fische kennen gelernt, welche auf ihren Wanderungen regelmäßig vom Meer in die Flüsse vordringen, so finden wir auch nicht wenige von ihnen als gelegentliche oder regelmäßige Besucher der Flüsse. Vor allem in den großen Strömen

der Tropen und Subtropen gibt es manche Haie und Rochen, welche weit ins Süßwasser vordringen. Sie leben im Ganges; im Jangtsekiang kommen Rochen bis über Hankau hinaus vor. Im Amazonas findet sich Narcine brasiliensis weit von der Mündung; ähnliche Formen wurden im Magdalenenstrom gefangen; andere Arten hat Peters in den Flüssen Ostafrikas gesehen. Im Kapuas auf Borneo wurden entsprechende Funde gemacht, und wo ein größerer tropischer Strom untersucht wird, finden sich weitere in das Süßwasser eindringende Rochen und Haie. Auch in den Flüssen gemäßigter und kalter Zonen finden sich Meeresfische als gelegentliche Einwanderer; so sind z. B. Flunder (Platessa flesus L.) in den Rhein bis nach Straßburg, in die Mosel bis Trier und Metz vorgedrungen; in der Loire hat man sie bis 450 km von der Mündung bei Nevers und selbst im Allier gesehen. Heringe gelangen in die Elbe bis über Hamburg hinaus, in der Oder sind sie über 120 km von der Küste, die Aalmutter (Zoarces viviparus Cuv.) im Havelgebiet bei Spandau angetroffen worden. Cottus-Arten sind vielfach in nordischen Flüssen gefangen worden, so Cottus quadricornis im Jenissei. Blennius ocellatus kommt im Tiber vor; in Nordafrika und Indien gibt es einige an das Leben im Süßwasser angepaßte Syngnathiden. Von dieser Anpassungsfähigkeit der Fische hat man vielfach zu wirtschaftlichen Zwecken Gebrauch gemacht: so werden in den schwedischen Seen Cottus-Arten gezüchtet. In der Vendée hat man Seebarsche, Seezungen und Schollen in Süßwassergräben eingesetzt, wo sie sich gut angepaßt haben und zu bedeutenderer Größe heranwachsen als im Meer. Im Lago d'Arcqua bei Padua züchtet man seit Jahrhunderten den Branzin (Labrax lupus L.) und mehrere Arten von Mugil so erfolgreich, daß sie einen reichlichen Ertrag bringen.

Auch Meeressäugetiere dringen oft weit flußaufwärts; so sind Delphine, wie Phocaena phocaena und Ph. orca, schon in der Elbe bis Magdeburg, im Rhein gar bis Basel, 900 km von der Mündung, in der Themse bis Greenwich, in der Seine bis Paris beobachtet worden; Beluga leucas, der Weißwal, verfolgt die Lachse in den sibirischen Strömen oft weit flußaufwärts.

Gelingt es also manchen Tierarten des Meeres so leicht, sich an das Süßwasser zu gewöhnen, so kann es uns nicht verwundern, daß manche von ihnen vollkommen zu Süßwassertieren geworden sind und keine Repräsentanten mehr im Meer besitzen. So sind die Süßwassermedusen Formen, welche tief im Binnenland vorkommen und keine näheren Beziehungen zu marinen Verwandten haben. Die bekannteste Art ist Limnocodium sowerbyi, welche im Viktoria-Regia-Haus des botanischen Gartens in Kew entdeckt wurde und seitdem sporadisch in vielen botanischen Gärten auftrat, offenbar mit tropisch-amerikanischen Wasserpflanzen eingeschleppt. Im Tanganjikasee kommt eine weitere Form vor, welche wahrscheinlich identisch ist mit denjenigen Medusen, welche man im Niger und anderen süßen Gewässern Afrikas fand (Limnocnida tanganyicae Böhm.). Auch im Fajumsee in Ägypten und im Jangtsekiang (Limnocodium kawaii Oka) wurden Süßwassermedusen entdeckt. In Nordamerika schließlich und vielleicht sogar bei uns in Mitteleuropa kommen solche vor. Die sonst rein marinen chilostomen Bryozoen sind durch wenige Gattungen im Süßwasser vertreten, so durch Hislopia bei Nagpoor in Indien und Norodonia in Cambodscha und China. Außer den schon vorhin erwähnten Arten der Gattung Palaemon sind vor allem unter den Krebsen die Astacidae und die Potamonidae als ausschließlich an das Süßwasser angepaßte Gruppen hervorzuheben. Beide Familien ersetzen sich in den verschiedenen Gebieten der Erde; während Flußkrebse vorwiegend die kalten Regionen beider Hemisphären bewohnen, Europa, Nordasien, Nordamerika einerseits, Chile, Neuseeland, Australien andrerseits und nur vereinzelte Vertreter in den Tropen haben, sind die Flußkrabben vorwiegend Tropen-

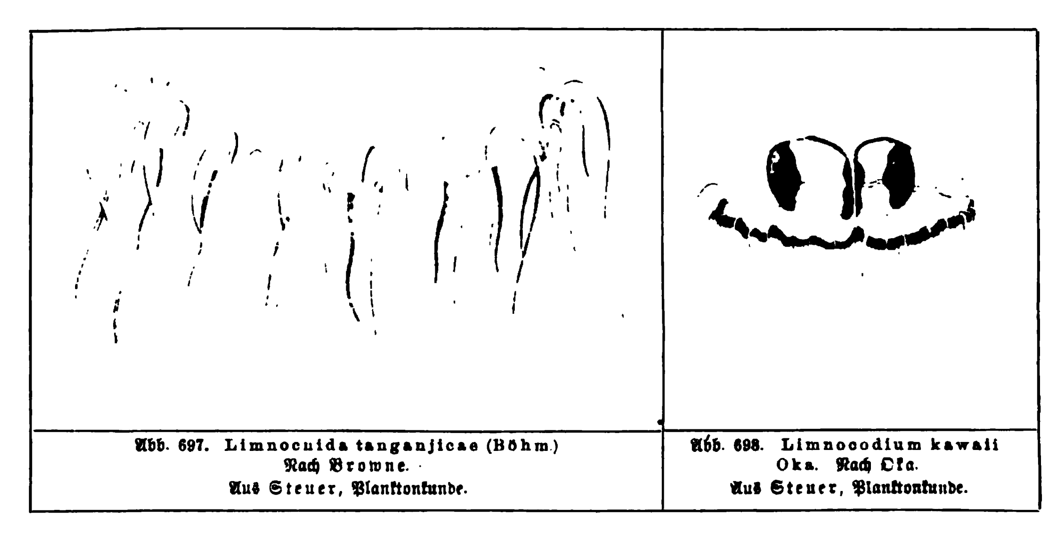


Abb. 697. Limnocnida tanganjicae (Böhm.) Nach Browne. Aus Steuer, Planktonkunde.

Abb. 698. Limnocodium kawaii Oka. Nach Oka. Aus Steuer, Planktonkunde.

bewohner; nur in wenig Arten treten sie im gemäßigten Klima auf, wie z. B. die italienische Flußkrabbe (Potamon fluviatile Fabr. Abb. 332 S. 373), während sie sich in den Tropen zu einer erstaunlichen Formenfülle entwickelt haben und in der alten wie in der neuen Welt durch Hunderte von Arten vertreten sind. Auch unter den Haien sind manche zu echten, dauernden Süßwasserbewohnern geworden, und zwar nur in den Tropen, so Carcharias gangeticus im Ganges, C. nicaraguensis im Nikaraguasee, Pristis perroteti, ein Sägehai, im Sambesi, die Rochen Paratrygon und Ellipsurus im tropischen Südamerika. Unter den Knochenfischen haben sich auch einige Arten aus sonst rein marinen Gruppen zu Süßwassertieren umgebildet, so unter den Scomberesocidae die Gattung Hemirhamphus in Flüssen Afrikas und Südamerikas, unter den Atherinen Atherina lacustris der italienischen Kraterseen. Die Aalraupe Lota lota L. ist der einzige süßwasserbewohnende Gadide, während unter den Serraniden z. B. sehr große Arten von Labrax und Lates in Binnengewässern leben. Unter den Gobiiden sind Gobio fluviatilis der europäischen Flüsse und Seen sowie die tropischen Gattungen Eleotris, Sicydium und Latipes hervorzuheben. Von den Cottiden des Süßwassers, so z. B. den interessanten Gattungen des Baikalsees und den mit ihnen verwandten Comephoriden, haben wir schon gesprochen. Schließlich wäre auf die Blenniiden (Blennius vulgaris im Mittelmeergebiet, die Formen aus dem See Tiberias vgl. S. 832), die höhlenbewohnenden Zoarciden (Stygicola und Lucifuga, vgl. Abb. 720 S. 885) und auf die wenigen süßwasserbewohnenden Plektognathen, so Tetrodon fahaka im Nil, T. fluviatilis in Indien, T. psittacus in Brasilien hinzuweisen. Nach Duncker kommen auch einige Lophobranchier im Süßwasser vor.

Auch Seesäugetiere sind zu ausschließlichen Süßwasserbewohnern geworden; ich erwähne außer den früher genannten Robben (Phoca baicalensis usw.), die Flußdelphine Inia geoffroyensis und amazonica im Amazonas, Sotalia pallida und Stenodelphis blainvillei in letzterem und dem La Plata, Platanista gangetica im Ganges und Indus, Globiocephalus im Irrawaddi und Sotalia teuszii im Kamerunfluß. Von den Sirenen leben Manatus senegalensis im Senegal und Niger, M. vogelii im Tschadsee und M. inunguis im Orinoko, Amazonas und anderen südamerikanischen Strömen.

Im Süßwasser zeigt sich eine verschiedene Zusammensetzung der Fauna je nach dem Reichtum des Gewässers an Salzen im allgemeinen oder an bestimmten Salzen. Vor allem von Bedeutung ist der Gehalt an kohlensaurem Kalk ($CaCO_3$); während er im Kalk-

gebiet sehr groß sein kann, sinkt er in Urgesteinsgebieten auf ein Minimum. Das „harte" Wasser der Flüsse aus Kalkgebirgen, z. B. dem Jura oder den bayrischen Alpen, enthält in einem Liter 100—136 mg, der Rhein bei Straßburg 64,6—77 mg, die Bäche im Urgebirg und Buntsandstein z. B. des Schwarzwalds und der Vogesen nur etwa 6—10 mg Kalk. Auch das Wasser der Torfmoore ist sehr kalkarm; denn Kalk verhindert das Wachstum des Torfmooses Sphagnum. Die sphagnophile (Torfmoor=)Fauna besteht fast ausschließlich aus mikroskopisch kleinen Tieren. So kommen die Rhizopoden Nebela und Ditrema, die Flagellaten Cyclonexis, Chlorodesmus, Chrysophaerella, die Rotatorien Copeus, Microdites, Anuraea serrulata, die Cladoceren Holopedium, Drepanothrix und Strebloceros nur in kalkarmem Wasser vor. Sehr eigenartig ist die Tatsache, daß diejenige Süßwassermuschel, welche die stärksten Kalkschalen absondert, die Flußperlmuschel (Margaritana margaritifera) im kalkarmen Wasser der Urgebirge (Böhmerwald, Bayrischer Wald, Spessart, Fichtelgebirge) lebt, während Unio und Anodonta kalkreiches Wasser brauchen. Erstere wachsen jahrzehntelang ganz langsam und entziehen in dieser Zeit dem Wasser die minimalen Kalkmengen, die es enthält. Ja, kalkreiches Wasser läßt die Perlmuschel überhaupt nicht gedeihen; es gelingt nicht, sie in solchem zu züchten. Unio und Anodonta dagegen wie alle anderen unserer einheimischen Süßwassermollusken bilden im kalkarmen Wasser abnorm dünne, zerbrechliche, oft an der Oberfläche korrodierte Schalen. Einige Gastropoden kalkarmer Gewässer haben sogar nach Zschokke die Neigung, die ältesten Windungen ihres Gehäuses aufzulösen, um das gewonnene Material am Rand zu verwerten. Nach Clessin ist es die Humussäure, welche im kalkarmen Wasser die Nabelgegend der Muschelschalen, z. B. von Unio, angreift. Nach diesem Autor werden bei Unio im kalkreichen Donauwasser der Regensburger Gegend ganz andere Varietäten erzeugt als im kalkarmen Wasser der Naab und des Regen. Trotz des relativ so viel beträchtlicheren Kalkreichtums im Süßwasser (vgl. S. 824) bildet kein Süßwassertier so gewaltige Skelettmassen wie die Korallen, Röhrenwürmer, Bryozoen und Mollusken des Meers vor allem der Tropen, ja die Süßwasserbryozoen haben im Gegensatz zu ihren marinen Verwandten kalkfreie Skelette.

Schon Semper konnte im Jahre 1880 eine lange Liste von Süßwassertieren, die in das Meer eindringen, anführen. Wir wollen aus der noch bedeutenderen Fülle von Arten, von denen wir heute wissen, daß sie gelegentlich im Meerwasser gefunden werden, obwohl im allgemeinen Meerestiere leichter ohne Schaden zu nehmen ins Süßwasser eindringen als umgekehrt, nur einige wenige Fälle herausgreifen. Zunächst wären einige Würmer hervorzuheben, und zwar Vertreter der sonst ausschließlich im Süßwasser lebenden rhabdozoelen Turbellarien und Oligochaeten, so z B. Microstomum lineare, welches in der Ostsee, Tubifex papillosus Clap. und Ctenodrilus pardalis Clap., welche im Atlantischen Ozean beobachtet wurden. Nicht nur in der Ostsee, sondern auch in allen möglichen stark salzhaltigen Lagunen hat man Süßwasserkrustazeen gefunden und zwar nicht nur Arten von Gammarus und Asellus, sondern auch Kopepoden und Cladoceren. Selbst Flußkrebse sollen in gewissen Teilen der Ostsee vorkommen. Auch eine ganze Anzahl von Insekten und Insektenlarven, z. B. von Chironomus, Culex und Anopheles, sowie Stegomyia können bisweilen im Meere leben. Eine meerbewohnende Larve einer Köcherfliege (Phryganee) ist von Neuseeland bekannt. Unter den Mollusken sind es Arten von Cyclas, Unio und Anodonta sowie Limnaea auricularia, L. ovata, Neritina fluviatilis, Physa und Paludina, welche man im östlichen Teil der Ostsee mit Meeresmollusken zusammen angetroffen hat. 22 Arten von Süßwasserfischen kommen in der Ostsee vor, welche mehr oder weniger weit in das Gebiet des salzhaltigen Wassers vordringen, so Barsche, Hechte, Zander, Aale, Stichlinge.

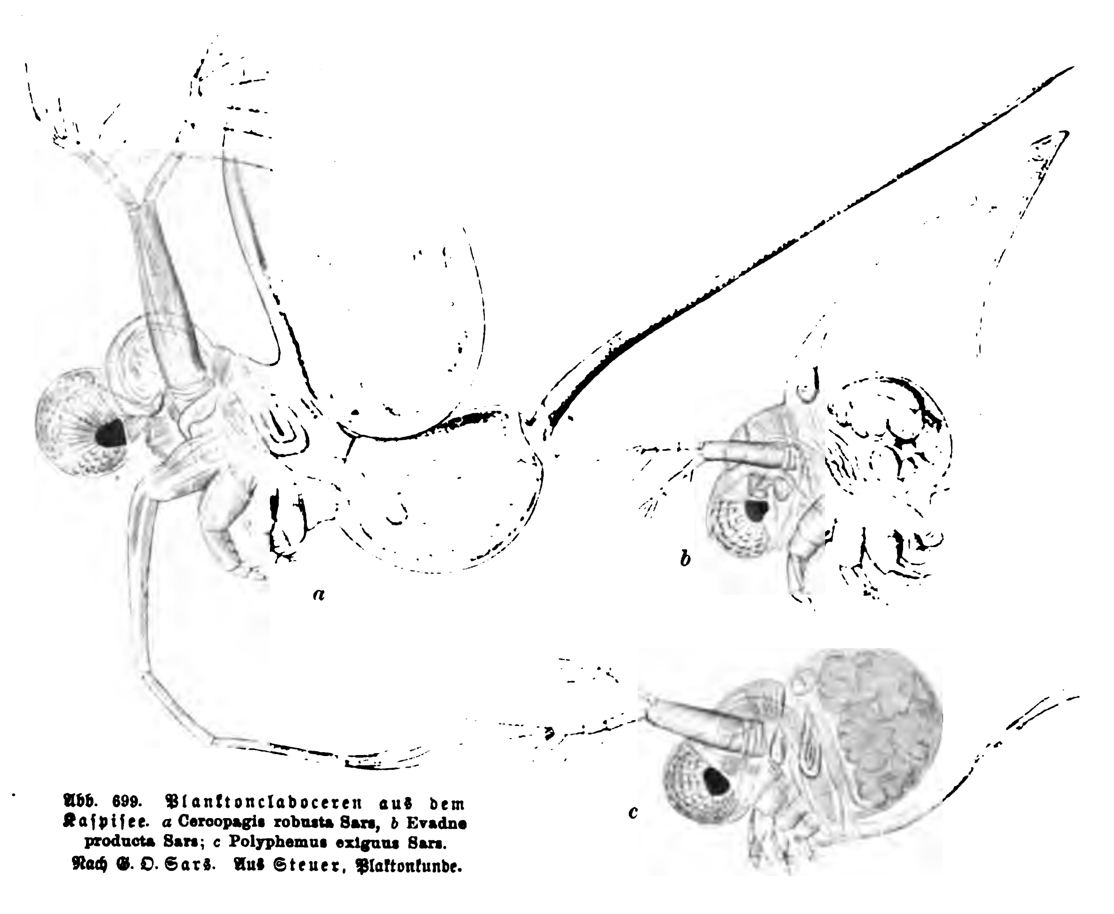


Abb. 699. Planktoncladoceren aus dem Kaspisee. *a* Cercopagis robusta Sars, *b* Evadne producta Sars; *c* Polyphemus exiguus Sars. Nach G. O. Sars. Aus Steuer, Planktonkunde.

Dazu kommen noch viele Planktontiere, so Protozoen, Kopepoden, Cladoceren, Ostrakoden usw. Alle diese Tiere müssen natürlich euryhalin sein; sie kommen nur da fort, wo der Salzgehalt des Meerwassers verringert ist. In vielen Fällen kommen sie im Meerwasser nicht zu einer normalen Fortpflanzung. Es wird zwar angegeben, daß im östlichen Teil der Ostsee Frösche laichen; diese Angaben sind aber unbestätigt und beziehen sich vielleicht auf vollkommen ausgesüßte Strandtümpel. Sie sollen allerdings noch bei 0,1% Salzgehalt laichen.

Von solchen Formen sind natürlich die Abkömmlinge von typischen Süßwasserformen zu unterscheiden, die sich vollkommen an das Leben im Meer angepaßt haben. Es sind ihrer nicht allzu viele. Außer einigen Arten der Schneckengattung Neritina wären nur einige Insekten und Insektenlarven, anzuführen. Von den Insekten hebe ich vor allem die Arten der Gattung Halobates hervor; es sind das an der Oberfläche schwimmende Meereswanzen, welche in vielen Arten über alle Ozeane verbreitet sind. Mit ihren langen Ruderbeinen huschen sie auf dem Meeresspiegel umher und finden sich oft Hunderte von Kilometern vom Land entfernt (vgl. S. 790 und Abb. 666).

Bei der Besprechung der Reliktenseen haben wir auch solche kennen gelernt, deren Wasser stark salzhaltig ist. Wir haben von solchen Seen gehört, daß sie marine Tierformen beherbergen; vielfach leben in ihnen aber auch Tiere, welche zu typischen Süßwassergruppen gehören. So finden sich z. B. im Kaspischen Meer außer jenen Formen von rein marinem Gepräge auch Cladoceren, z. B. neben mehreren Arten der meist für ausschließlich marin erklärten

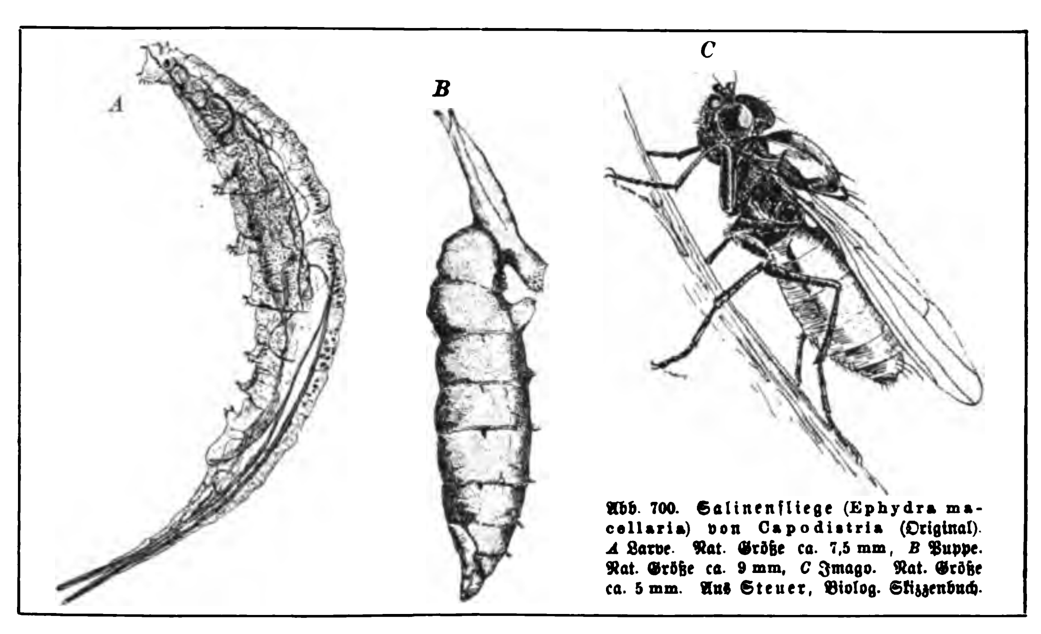


Abb. 700. Salinenfliege (Ephydra macellaria) von Capodistria (Original). *A* Larve. Nat. Größe ca. 7,5 mm, *B* Puppe. Nat. Größe ca. 9 mm, *C* Imago. Nat. Größe ca. 5 mm. Aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.

Gattung Evadne, die Süßwassergattung Polyphemus, die endemische Gattung Cercopagis, nahe mit Bythotrephes verwandt (vgl. Abb. 699), Mollusken, höhere Krebse z. B. Astacus-Arten, ferner von Knochenfischen Karpfen, Hecht, Barsch, Zander und Schlammbeißer (Cobitis). Auch zahlreiche Wasserinsekten und Insektenlarven kommen dort vor. Die kombinierte Fauna dieses Binnengebietes verdankt eigenartigen Kompromissen ihre Existenz; Meerwasser- wie Süßwassertiere sind sich in der Anpassung auf halbem Wege entgegengekommen, dazu treten echte Brackwasserformen.

Solche Binnenseen können besonders in heißen Klimaten infolge der Verdunstungswirkung eine Salzkonzentration aufweisen, welche weit über diejenige des Meeres hinausgeht. Erreicht sie nicht einen allzu hohen Betrag, so enthalten die Salzseen stets eine eigenartige Fauna. Selbst in sehr salzigen Seen, wie z. B. dem Toten Meer oder dem großen Salzsee in Utah, können sich nach starken Regengüssen in den Buchten oder an der Oberfläche die geeigneten Bedingungen einstellen, welche mancherlei Salztieren sich zu entwickeln erlauben. Umgekehrt bilden sich in solchen schwach salzigen Binnenseen, wie dem Kaspischen Meer, in Buchten und Lagunen Regionen von gesteigerter Salzkonzentration aus, in denen wiederum Salztiere gedeihen können. Solche Salzseen gibt es in allen Erdteilen. Nur wenige sind genauer erforscht worden; wir wissen einiges über die Fauna des großen Salzsees und einiger anderer ähnlicher Gewässer in Nordamerika; in Afrika hat man den Natronsee in Ägypten und einige Steppenseen des Tropengebietes untersucht; in Asien hat außer dem Kaspischen und Asowschen Meer eine Reihe von Salzseen Persiens die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Nirgends ist aber eine systematische Erforschung der Fauna gründlich durchgeführt worden.

Etwas mehr weiß man über die Tiere, welche in salzreichen Lagunen, besonders solchen, die als Salinen ausgenützt werden, vorkommen. So gibt es eine Anzahl von Untersuchungen über die Tierwelt der Salinen von Capodistria und Sassari und über einige südfranzösische Salinen. Sie beherbergen vielfach die gleiche Fauna wie die vorhin erwähnten Salzseen; dieselben und ganz ähnliche Formen finden sich in den nicht vom Meere abstammenden salzigen Gewässern des Binnenlandes. In der Umgebung großer Steinsalz-

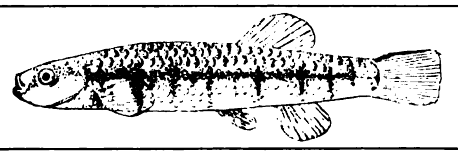


Abb. 701. Kyprinodont (Zahnkärpfling) Lebias calaritanus aus den Salinengräben von Capodistria. Etwas vergrößert. Aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.

lager sind oft Tümpel, Seen und Bäche von stark salzhaltigem Wasser erfüllt. Alle die erwähnten salzigen Gewässer haben das gemeinsam, daß in ihnen der Salzgehalt oft beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Je nach dem Reichtum an Salz schwankt der Reichtum der Fauna sehr erheblich. In Gewässern, deren Salzgehalt nicht sehr beträchtlich ist, können eine ganze Menge von Süßwassertieren sich heimisch machen.

In neuester Zeit haben A. Thienemann und Robert Schmidt die Salzwassertierwelt Westfalens einer genauen Untersuchung unterzogen. Sie kamen zu dem Resultat, daß bei einem Salzgehalt von etwa $2^1/_2$% die Tierwelt noch recht mannigfaltig war. Die große Artenzahl war dadurch bedingt, daß sich viele Gäste aus dem Süßwasser vorfanden, welche die genannten Autoren als haloxene Tiere bezeichnen. Es waren dies vor allem Fliegenlarven, Nepa, Sialis, Agrioniden, Limnophiliden, Gammarus, Hydryphantes, Chydorus sphaericus, Simocephalus vetulus, Cyclops serrulatus, Limnaea ovata. Dazu kamen in diesem schwachsalzigen Wasser eine Anzahl Formen von großer Anpassungsfähigkeit, euryhaline Tiere, welche auch im Süßwasser vorkommen, aber im Salzwasser auch bei etwas höheren Konzentrationen vorzüglich zu gedeihen scheinen. Diese halophilen Tiere, wie die Verfasser sie nennen, unterscheiden sich von den haloxenen darin, daß sie oft in großen Individuenmassen auftreten, während jene bei großer Arten- durch eine geringe Individuenzahl auffallen. Von solchen halophilen Tieren fanden sie in Westfalen unter vielen anderen den großen und kleinen Stichling (Gasterosteus aculeatus und pungitius), zahlreiche Fliegenlarven, z. B. von Dicranomyia modesta, Symplecta stictica, Culex dorsalis, Limosina limosa und fontinalis; dazu die Krebse Cyclops bicuspidatus und C. bisetosus sowie den Wurm Lumbricillus lineatus.

Als dritte Gruppe unterscheiden die Verfasser die Halobien. Wir erwähnen aus ihrer Liste folgende Insekten: die Fliegen Ephydra micans, E. riparia, E. scholtzi, den Käfer Ochthebius marinus, dazu das Rädertier Brachionus mülleri. Für die Halobien ist charakteristisch, daß sie normalerweise nur im Salzwasser leben, höchstens ausnahmsweise sich im Süßwasser finden; auch sie sind häufig durch großen Individuenreichtum, jedoch relative Artenarmut ausgezeichnet.

Steigt in einem Gewässer der Salzgehalt bis zu einer Konzentration von etwa 10%, so sinkt die Artenzahl stark herunter. Das kommt daher, daß zunächst die haloxenen Formen verschwinden. Thienemann gibt an, daß bei Konzentrationen bis zu 6% von ihnen noch die Larve der Schmeißfliege Musca vomitoria, die Krebschen Chydorus sphaericus, Simocephalus vetulus, bis zu 10% Stechfliegenlarven (Culex pipiens) vorkommen. Es dominieren Halophile und Halobien, die oft in ungeheurer Individuenzahl auftreten.



Abb. 702. Dunaliella salina. Stark vergrößert. Nach Hamburger aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.

Wächst die Salzkonzentration noch weiter bis auf 12 oder gar 16%, so wird die Zahl der vorhandenen Tierarten immer geringer. Bei 16% fanden sich nur noch echte Halobien, und zwar in Westfalen noch ungeheure Mengen der Larven von Ephydra (vgl. Abb. 700). Auch diese gehen bei 20% Salzgehalt an Zahl sehr stark zurück; bei 22% fand sich im Salzwasser überhaupt kein Leben. Das gilt aber nicht für alle Gegenden der Erde. So hat z. B. Suworow in einem asiatischen Salzsee bei einem Salzgehalt von

28,53 % noch Oligochaeten, den Kopepoden Canthocamptus sp. und Chironomidenlarven gefunden.

Überhaupt ist offenbar die Salzwasserfauna der nördlichen Gebiete ärmlicher als diejenige heißerer Zonen. So ist schon das Tierleben in den Salinen im Mittelmeergebiet ein viel reicheres. Steuer beschreibt z. B. aus den Salinen von Capodistria außer Ephydra-Arten den euryhalinen Fisch Lebias (Abb. 701) und den westfälischen Formen ähnliche Käfer, wie z. B. Ochthebius corrugatus (vgl. Abb. 703 A u. B) und Philydrus halophilus (Abb. 703 C) einige jener typischen Salinentiere, welche durch ihr massenhaftes Vorkommen das ganze Wasser, und zwar meistens rot färben. Es sind dies ein Flagellat Dunaliella salina (Abb. 702) und der bekannte Phyllopode Artemia salina (Abb. 704 A). Diese letztere Form, welche in Deutschland bisher nur an einem Fundort entdeckt ist, spielt in den Salzseen des Mittelmeergebiets, Südrußlands, Nordafrikas und Westasiens eine sehr große Rolle. Mit ihr verwandte Formen sind die auffälligsten Bewohner des großen Salzsees und ähnlicher Wasseransammlungen in den verschiedenen Teilen der Erde. Auch im Natronsee in Ägypten kommen neben Kopepoden, Daphniden und Fliegenlarven Artemien vor. In Seen von höchstem Salzgehalt, wie dem Toten Meer und dem großen Salzsee in Utah, erlischt außer nahe der Einmündung der Zuflüsse jegliches Leben, um nur gelegentlich nach Regenfällen in einzelnen Buchten zur Entwicklung zu gelangen.

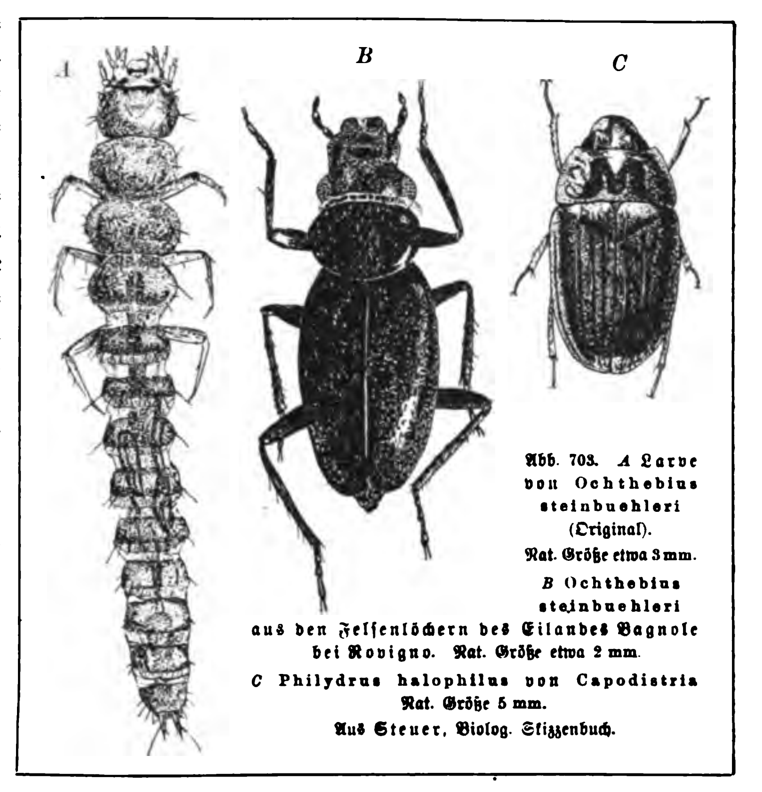


Abb. 703. *A* Larve von Ochthebius steinbuehleri (Original). Nat. Größe etwa 3 mm. *B* Ochthebius steinbuehleri aus den Felsenlöchern des Eilandes Bagnole bei Rovigno. Nat. Größe etwa 2 mm. *C* Philydrus halophilus von Capodistria Nat. Größe 5 mm. Aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.

Sehr bemerkenswert ist die große Verbreitung vieler Salzwassertiere. Nicht nur finden wir manche Arten weithin auf der Erdoberfläche vertreten, sondern wir können auch feststellen, daß neu sich bildende salzige Gewässer in relativ sehr kurzer Zeit von einer reichen Fauna besiedelt werden. In diesem Zusammenhang ist ein Blick auf die eigentümliche Fauna der Felsenlochtümpel an der Felsenküste der Adria von Interesse. Steuer hat eine Skizze dieser Lebensgemeinschaft von ausgesprochen euryhalinen Tieren gegeben. Ähnlich wie die salzigen Gewässer Deutschlands sind diese Tümpel großen Schwankungen des Wasserstandes und im Zusammenhang damit des Salzgehaltes je nach Regenzeit und Dürre ausgesetzt. So finden wir denn in diesen Felsenlöchern eine Fauna, die gar nicht so sehr verschieden von derjenigen der Salzgewässer Westfalens ist. Steuer fand in ihnen den Kopepoden Tigriopus fulvus var. adriatica, Ostrakoden (Muschelkrebschen), Asellus, die Käfer Ochthebius steinbühleri (Abb. 703 A u. B) und adriaticus und Mückenlarven

von Culex dorsalis und annulipes sowie Larven von Chironomus aus der Verwandtschaft von Ch. plumosus.

Fragen wir uns nun, welchen Einfluß der Aufenthalt im verschieden salzhaltigen Medium auf die Organisation und die Lebenserscheinungen der erwähnten Tiere ausübt, so müssen wir zugeben, daß wir hierüber noch sehr wenig exakte Kenntnisse haben. Wahrscheinlich müssen die euryhalinen Tiere ganz besonders geartete Körpermembranen besitzen, welche dem raschen Durchtritt der Flüssigkeiten Widerstand entgegensetzen. Kiemenepithelien und Haut, wohl auch die Darmschleimhaut, müssen eine besondere Beschaffenheit haben. Es ist dies noch in keinem Fall sichergestellt. Siedlecki hat allerdings bewiesen, indem er Stichlinge in Zuckerlösung, Glyzerin usw. brachte, daß sie gegen osmotische Wirkungen sehr widerstandsfähig sind. Seine Annahme, daß der Schleimüberzug von Haut und Kiemen der Schutz gegen die osmotischen Wirkungen sei, ist nicht mit Sicherheit bewiesen. Jedenfalls müßten die euryhalinen Arthropoden durch andere Mittel geschützt sein (vgl. hierzu auch S. 828).

Ein wichtiger Unterschied zwischen Süßwasser- und Meerestieren scheint auch in der von Rogenhofer festgestellten verschiedenen Größe ihrer Nierenorgane zu liegen; Asseln, Flohkrebse und zehnfüßige Krebse haben im Süßwasser größere Schalen- bzw. Antennendrüsen als im Meer. Vermutlich liegt eine erhöhte Funktion dieser Drüsen vor, welche beständig das in den Körper diffundierte Wasser wieder hinausschaffen müssen.

Der Aufenthalt im Süßwasser hat jedenfalls auf die Entwicklung der Tiere einen charakteristischen Einfluß. Die Mehrzahl der marinen Tiere besitzt eine komplizierte Entwicklung, in welche Larvenstadien eingeschaltet zu sein pflegen. So tritt sie uns entgegen bei Coelenteraten, Würmern, Bryozoen, Mollusken, Crustaceen, zum Teil sogar Fischen. Die Süßwassertiere besitzen jedoch vielfach, ähnlich den Meerestieren der kalten Zonen und der Tiefsee, eine abgekürzte Metamorphose; auch tritt bei ihnen relativ häufig Lebendgebären auf. Vielfach können wir spezielle Lebensverhältnisse für die Besonderheiten der Entwicklungsgeschichte verantwortlich machen, so z. B. die Neigung der Gewässer zum Austrocknen, deren rasche Strömung usw. Aber diese Erklärungen geben uns keinen Anhaltspunkt über die Ursachen, welche bei diesen Veränderungen wirksam waren. In einzelnen Fällen scheint die Salzkonzentration einen direkteren Einfluß zu haben. So besitzen die süßwasserbewohnenden dekapoden Krebse, z. B. die Astaciden (Flußkrebse) und Potamoniden (Flußkrabben), große dotterreiche Eier und im Zusammenhang damit eine vollkommen abgekürzte Metamorphose. Nun gibt es einige euryhaline Dekapoden, welche sowohl im Süßwasser wie im Brackwasser vorkommen, z. B. die Garnele Palaemonetes varians. Nach den interessanten Untersuchungen von Boas hat die Süßwasserform Eier vom achtfachen Volumen derjenigen der Brackwasserform; aus ihnen kriechen die Jungen in einem weit fortgeschritteneren Zustand als bei der letzteren. Auch bei im Süßwasser laichenden Verwandten mariner Fische, z. B. Syngnathiden, wie denn überhaupt bei allen echten Süßwasserfischen, sind die Eier durch Größe und Dotterreichtum ausgezeichnet.

Auch bei den Fischformen, welche in Nord- und Ostsee gleichzeitig vorkommen, sind die Eier in der Ostsee größer und zwar im ausgesüßten Wasser der östlichen Ostsee noch größer als in der westlichen. Die Eier der Scholle (Pleuronectes platessa) messen bei 19,45 ‰ Salzgehalt durchschnittlich 1,876 mm im Durchmesser, bei 17,3 ‰ 1,901 mm, bei 15,68 ‰ 1,953 mm; die Eier der Seequappe (Motella cimbria) haben in der westlichen Ostsee einen Durchmesser von 0,82—1,07 mm, in der östlichen dagegen von 1,07—1,26 mm. So ist es denn nicht unwahrscheinlich, daß das Süßwasser direkt eine Vergrößerung der Eier bewirkt und damit eine Verkürzung oder ein Ausbleiben der Metamorphose zur Folge

hat. Die Vergrößerung der Eier hat noch eine weitere wichtige Folge: der Dotterreichtum bedeutet eine Aufspeicherung von Nährsalzen enthaltender Nahrung für den Embryo. Die kleinen Eiern entstammenden Larven der Meerestiere entnehmen die Salze während der Entwicklung dem Meerwasser. Im Süßwasser ist zu diesem Zweck nicht genügend an Salzen gelöst enthalten. Somit konnten also nur solche Tiere ins Brackwasser und von da ins Süßwasser eindringen und sich da halten, welche die Fähigkeit hatten, auf die Verdünnung der Salzlösung durch Vergrößerung der Eier zu reagieren.

Durch die interessanten Untersuchungen von Herbst ist bekannt geworden, daß die Eier der Seeigel gewisse der im Meerwasser enthaltenen Salze zur normalen Entwicklung unbedingt brauchen. So konnte er zeigen, daß beim Mangel fast jedes einzelnen der Salze die Entwicklung bald stehen bleibt, pathologische Produkte liefert usw. Kaum ein Bestandteil des Meerwassers ist durch eine ähnliche Verbindung ersetzbar. Beim Mangel an Kalk weichen die Furchungszellen auseinander, so daß kein Embryo entsteht. Tritt der Kalkmangel später ein, so bilden sich skelettlose Larven. Nach Maas entwickeln sich die Larven von Kalkschwämmen in kalkfreiem Meerwasser zu skelettlosen Schwämmchen oder richtiger zu solchen mit rein organischen Nadelgebilden. Ältere Schwämme vernichten unter solchen Umständen ihre Nadeln und verbrauchen den so gewonnenen Kalk. Ähnliche abnorme Entwicklungsvorgänge sind bei Mangel bestimmter Salze auch bei anderen tierischen Eiern anzunehmen (vgl. auch S. 837 die Angaben über Mollusken kalkarmen Süßwassers).

Bei Zusatz von Metallsalzen, die im Meerwasser nicht vorkommen, so von Lithiumverbindungen, wurde die Entwicklung der Seeigel in einer merkwürdigen Weise abgeändert. Es entstanden Larven mit nach außen gestülptem Darm, die zu weiterer Entwicklung unfähig waren.

Ungeeignete Zusammensetzung des Wassers wird also im allgemeinen eine auslesende bzw. ausrottende Wirkung auf die Tierwelt ausüben. So gehen an den Küsten und an Flußmündungen Unmengen von Planktontieren zugrunde, eine willkommene Nahrungsquelle für die Tiere des Benthos. In einzelnen Fällen scheinen auch Abänderungen durch den Einfluß des Salzgehalts verursacht zu werden. Wir erwähnten früher schon die Verkleinerung, welche Meerestiere in salzarmem Wasser erfahren. Es scheinen auch Änderungen der Form des ganzen Tieres vorzukommen. Bateson glaubt bei Cardium edule in eintrocknenden innerasiatischen Seen fortschreitende Veränderungen in Form, Dicke und Farbe der Schale gefunden zu haben, die er mit dem steigenden Salzgehalt des Wassers in Verbindung zu bringen geneigt ist. Viel Beachtung fanden seinerzeit die Angaben von Schmankewitsch, daß durch Verdünnung der Salzlösung die Salinenphyllopode Artemia salina in Artemia mühlhauseni und diese in Süßwasser in Branchipus stagnalis umzuwandeln sei. Diese Annahmen sind neuerdings von Samter und Heymons auf Grund ihrer Untersuchungen als zu weit gehend zurückgewiesen worden. Sie kamen zu dem Resultat, daß Artemia eine große Variabilität zeigt. Tatsächlich zeigen in schwach salzigem Wasser alle Variationen eine Annäherung an die Branchipus-Formen, in stark salzigem eine Entfernung von ihr. In letzterem nimmt im allgemeinen die Körperlänge ab, die Beborstung wird schwächer, während in schwächer salzigem Wasser mit steigender Körperlänge letztere zunimmt. Wenn also auch ein Einfluß des Salzgehalts auf den Bau des Tieres unverkennbar ist, so ist noch ein großer Weg davon bis zur Überführung einer Art oder gar einer Gattung in eine andere. In freier Natur werden übrigens manchmal Artemia-Formen im Süßwasser (z. B. Calaonella dybowskii im Branasee auf Cherso Abb. 704 B), umgekehrt Branchipus-Formen im Salzwasser gefunden (Branchipus ferox und spinosus).

Ähnliche geringe Formänderungen treten uns bei wechselndem Salzgehalt, z. B. in

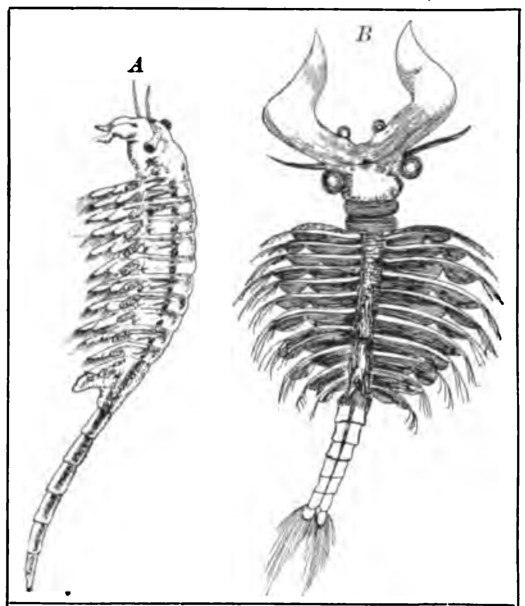


Abb. 704. *A* Salinenkrebs (Artemia salina) ♀ aus Capodistria. Nat. Größe 10 mm. *B* Calaonella dybowskii ♂ aus dem Branasee auf der Insel Cherso. Nat. Größe 5,5 mm. Nach Grochowski. Aus Steuer, Biolog. Skizzenbuch.

Form von zyklischen Variationen bei Peridineen, Rotatorien, Krustazeen entgegen. Da sie aber meist mehr im Zusammenhang mit Temperatureinflüssen aufzutreten scheinen, so sind sie erst in einem späteren Kapitel behandelt.

Der Eintritt ins Süßwasser hat bei Meerestieren offenbar infolge der ungünstigeren Lebensbedingungen vielfach eine Verkleinerung der Körpergröße zur Folge. Wir haben das oben von den Ostseetieren (S. 830) gehört. Stichlinge, Cordylophora sind im Süßwasser kleiner als im Brackwasser. Der Lachs wird im Süßwasser nur so groß wie die Forelle, um erst im Meer sein rapides Wachstum zu beginnen.

Schließlich sei noch auf die Abhängigkeit der Tierwelt von organischen Beimischungen zum Wasser hingewiesen. Im Wasser, besonders im Süßwasser, finden sich oft in freier Natur Ansammlungen zerfallender organischer Substanz. An solchen Stellen, z. B. in Teichen und Tümpeln, in denen Blätter und andere Pflanzenstoffe faulen, bildet sich vielfach Schwefelwasserstoff, Methan usw., und Sauerstoff fehlt in freiem Zustande, da er durch die entstehenden Zerfallprodukte gebunden wird. Dort können also nur Tiere von der Art der sapropelischen Fauna leben, die wir früher schon S. 260 erwähnt haben. Die Amöbe Pelomyxa palustris, viele Infusorien, die Rotatorien Diplois und Atrochus, Gastrotrichen und Nematoden sind charakteristische Bewohner solchen sauerstofffreien Mediums. Eine ganz charakteristische Fauna erfüllt solche Bäche und Flüsse, welche durch die Abwässer menschlicher Siedlungen und Fabriken verunreinigt werden. Die Infusorien Paramaecium, Colpidium, Carchesium, die Würmer Tubifex und Limnodrilus, Nematoden, die Larven der Fliegen Eristalis, Psychoptera, Psychoda und Chironomiden kommen da in Mengen vor. Andere Formen, welche reines Wasser lieben, fehlen an solchen Orten. Neuerdings hat man ganz systematisch die Fauna der verunreinigten Gewässer erforscht und ist schon zu wirtschaftlich sehr bedeutsamen Resultaten gelangt, welche es z. B. gestatten, aus der Zusammensetzung der Organismenwelt eines Gewässers den Grad und die Gefährlichkeit seiner Verunreinigung, ja oft die Art der verunreinigenden Stoffe zu erkennen.

Das Aufsuchen bzw. Vermeiden eines Mediums von bestimmter Zusammensetzung wird bei den Tieren offenbar auch durch zwangsmäßige Bewegungen bewirkt. Wir bezeichnen die Orientierung bzw. Bewegung zu einem Diffusionszentrum und von ihm weg als Chemotropismus. Er ist noch bei relativ wenig Tieren exakt untersucht. Aus den vorliegenden Untersuchungen ergibt sich jedenfalls, daß — auf welchem Wege können wir hier nicht näher erörtern — gewisse Tiere dem Diffusionszentrum einer chemischen Substanz auf direktem oder indirektem Weg zustreben (positiver Chemotropismus), während andere sich von ihm wegbegeben (negativer Chemotropismus). Chemotropismus spielt eine große Rolle beim Nahrungserwerb sowie im Fortpflanzungsleben der Tiere.

13. Kapitel.

Die Quantität und Qualität der Nahrung.

Für alle Tierarten gibt es ein Optimum des Nahrungsquantums, bei dem sie am besten gedeihen. Meist ist dies durch die Organisation und die Instinkte bestimmt. In der Freiheit pflegen sich Tiere nicht zu überfressen. Während manche Formen geradezu kontinuierlich fressen können, haben andere die Gewohnheit, nach der Aufnahme einer reichlichen Mahlzeit eine lange Pause eintreten zu lassen, ehe sie wieder fressen. Während unter den Vögeln und Säugetieren die Insektenfresser kaum einige Stunden ohne Nahrungsaufnahme zu leben vermögen, können viele niedere Tiere, Insekten, Fische, selbst Amphibien und Reptilien, sehr lange hungern. Riesenschlangen, gewisse Eidechsen und Schildkröten können Monate, ja erstere mehr als ein Jahr ohne Futter leben. Diese Fähigkeit des Hungerns beruht auf verschiedenen Grundlagen. Zunächst kommt da die Intensität des Stoffwechsels in Betracht. Hochstehende Warmblüter können im allgemeinen viel weniger lange hungern als Kaltblüter. Auch spielt das Volumen und die Oberfläche des Körpers eine wichtige Rolle. Jene empfindlichen insektenfressenden Vögel und Säugetiere, wie Finken und Fliegenfänger, Spitzmäuse und Maulwürfe gehören zu den kleinen Vertretern ihrer Gruppen. Reservesubstanzen, die im Körper aufgespeichert sind, wie Glykogen, Fette usw., können vielen Tieren über Hungerperioden hinweghelfen. Vor allem kommen aber jene merkwürdigen Zustände herabgesetzten Stoffwechsels in Cysten und anderen Dauerformen, im Winter- und Sommerschlaf in Betracht. Bei solchen Tieren wechseln Perioden starker Nahrungsaufnahme mit solchen des vollkommenen Hungerns, ohne daß sie davon irgendeinen Schaden erlitten. Wir haben aber auch von Tieren der verschiedensten Gruppen schon gehört, daß sie z. B. zur Fortpflanzungszeit hungern, und zwar lange Zeit, ohne einen besonderen Schutz in dieser Zeit zu besitzen. Ich erinnere nur an die Lachse (S. 530) und andere Fische (S. 627) und an die Pelzrobben (S. 476). Von den langen Futterpausen der Blutsauger (S. 203), der Riesenschlangen war ebenfalls schon die Rede, so auch von den Männchen mancher Tiere und vor allem jenen Insekten, die im Imagozustand gar nicht fressen. Hungernde Tiere verbrauchen von ihren Körpersubstanzen, und zwar zunächst die Reservesubstanzen. Bei lange anhaltendem Hunger zehren die Tiere aber auch von ihren eigenen Geweben. Bei höheren Tieren tritt frühzeitig infolge von zentralen Störungen der Tod ein. Und zwar geschieht dies bei Säugetieren bei Gewichtsabnahme auf $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{5}$; niedere Tiere dagegen können vorher auf $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, ja selbst $\frac{1}{5}$ des ursprünglichen Gewichts zurückgehen. Bei niederen Tieren, z. B. Coelenteraten und Strudelwürmern, können wir eine weitgehende Auflösung der eigenen Körperzellen konstatieren, welche zu einer Verkleinerung der Tiere führen. Dabei werden die Geschlechtsorgane sehr früh, das Nervensystem zuletzt angegriffen. Also zuerst werden die weniger lebenswichtigen Bestandteile zerstört.

Wenn Tiere dauernd in Verhältnissen leben müssen, in denen ihnen zu wenig Nahrung zur Verfügung steht, so leiden sie Schaden; sie sind geschwächt, ihre Lebensäußerungen sind herabgesetzt.

Besonders deutlich zeigt sich die Wirkung des Hungerns auf die Entwicklungs- und Wachstumsstadien der Tiere. Sie bleiben im Zuwachs unter solchen Umständen zurück, entwickeln sich zu Zwergformen, bei denen auch oft nicht alle Organe ihre normale Entfaltung erfahren. Ich erinnere nur an die zwerghaften Hilfsweibchen der Hummeln, welche bei ge-

ringer Nahrung sich entwickelt haben. Die Größendifferenzen der Individuen von Insekten, z. B. Käfern, Dipteren, Schmetterlingen im Imagozustand sind auf verschieden starke Ernährung im Larvenzustand zurückzuführen; denn bekanntlich wachsen die holometabolen Insekten nach der Metamorphose nicht mehr. Auch bei Krebsen sehen wir, z. B. bei Dekapoden, nicht selten zwerghafte Vertreter einer Art in die Fortpflanzung eintreten. Wenn also ein gewisses Minimum von Nahrung noch erreicht ist, so gelangen die Tiere zur Geschlechtsreife und pflanzen sich fort. Unter einem gewissen Minimum wird aber auch die Geschlechtsreife nicht erreicht und die Tiere gehen oft in verkümmertem Zustande zugrunde.

Reichliche Nahrung fördert dagegen natürlich das Gedeihen der Tiere; mit der Zunahme der Ernährungsmöglichkeit steigt zunächst die Fruchtbarkeit und damit die Individuenzahl der Arten. Nach Hudson haben in Südamerika die Geier enorm zugenommen, seit die Viehherden und die Großschlächtereien dort eine so große Rolle spielen. Die in anderen Erdteilen eingeführten europäischen Haustiere, welche bei reichlicher Nahrung vorzüglich gedeihen und sich vermehren, z. B. die Pferde und Rinder auf den Prärien und Pampas von Amerika, die Schafe in Australien, Capland und Argentinien bieten hierfür interessante Beispiele. Nach den Berichten der Wollindustrie betrug die Zahl der Schafe auf dem Festland von Australien 1893 nach einer Reihe guter, regenreicher Jahre 107200000 Stück. Die folgenden Jahre herrschte Dürre, in deren Folge an Nahrungsmangel Millionen zugrunde gingen, so daß es 1902 nur mehr 72000000, 1903 gar nur 52100000 waren. Seither ist die frühere Zahl fast wieder erreicht worden. Im Jahre 1890—92 hatte sich in Nordengland Microtus agrestis so enorm vermehrt, daß eine schwere Mäuseplage entstand. Die Beendigung der Plage war hauptsächlich der Tätigkeit von Turmfalken und Ohreulen zuzuschreiben. Die Fruchtbarkeit der letzteren wurde durch den Nahrungsüberfluß sehr erhöht. Während ihr Gelege sonst 4—8 Eier umfaßt, gab es in jenen Jahren oft bis zu 13. In einem relativ kleinen Areal waren etwa 400 Paare vorhanden, von denen jedes genauer beobachtete zwei Bruten durchbrachte. Solche Beispiele lassen sich in Menge beibringen.

Umgekehrt sehen wir allzu reichliche Nahrung ähnlich wie Hunger einen schädigenden Einfluß ausüben. Exzessives Wachstum und übermäßige Ablagerung von Reservesubstanzen besonders Fett, sehen wir oft bei vom Menschen domestizierten Tieren auftreten. Bei solchen wird in manchen Fällen die Geschlechtsreife bedeutend verfrüht, die Geschlechtsperioden können unregelmäßig und häufiger werden. Nicht selten tritt aber als Wirkung übermäßiger Ernährung auch eine Unterdrückung der Geschlechtstätigkeit, selbst eine Degeneration der Geschlechtsprodukte ein. Letztere Erfahrung hat man bei gemästeten Gänsen, Enten, Hühnern, bei Säugetieren und künstlich gezüchteten und stark gefütterten Fischen gemacht.

Ähnliche Einwirkungen können auch von der Qualität der Nahrung ausgehen. Stark reizende Stoffe im Futter befördern bei Haustieren den Eintritt der Geschlechtsreife. Auch sonst übt die Qualität der Nahrung Einflüsse auf den Körper der Tiere aus, die manchmal recht beträchtlich und auffällig sind. Wir haben früher schon gehört, daß manche Bestandteile der Nahrung mehr oder weniger unverändert in den Körper der Tiere übergehen und diesem besondere Eigenschaften mitteilen können. Ich erinnere nur an die Pflanzenfresser, deren Fleisch das Aroma der gefressenen Blätter und Früchte annimmt, z. B. Fruchttauben, von Eukalyptusblättern sich nährende Beuteltiere, überhaupt an den Wildgeschmack. Wahrscheinlich gehören auch die Vorbilder vieler Mimikryschmetterlinge hierher, von denen man annimmt, daß sie im Raupenzustand aus ihren Futterpflanzen Giftstoffe aufnehmen. Es ist seit altersher bekannt, daß selbst das äußere Aussehen von Tieren durch die Qualität der Nahrung verändert werden kann. Wenn man Dompfaffen (Pyrrhula pyrrhula L.) vor-

wiegend mit Hanfsamen füttert, bekommen sie ein schwärzliches Gefieder; Kanarienvögel, deren Futter man Cayennepfeffer beimischt, werden ausgesprochen rötlich. Der südamerikanische Papagei Chrysotis festiva soll nach Wallace statt grün gelb und rot gefärbt sein, wenn er in der Gefangenschaft mit dem Fleisch gewisser Welse gefüttert wird. So können denn auch künstliche Farbstoffe in vielen Fällen unverändert oder leicht verändert resorbiert werden, um sich dann im Fett, in der Haut und an anderen Stellen des Organismus abzulagern. Setzt man der Nahrung von Meerschweinchen, Hühnern, Fischen, Cephalopoden Krapp (Rubia tinctoram), Hämatoxylin oder Campecheholz (Haematoxylon campechianum), Caesalpinia echinata zu, so färben sich Knochen und Knorpel rot; bei Meerschweinchen geschieht das in 14 Tagen. Gelbfärbung erfolgt durch das Rhizom von Curcuma. Die im Freien Nahrung suchenden virginischen Schweine bekommen rosa gefärbte Knochen durch die Wurzeln von Lanchnanthes tinctoria. Bekannt sind die Erfahrungen, welche man mit der durch Eosinfärbung denaturierten Futtergerste für Schweine bei uns machte, welche zur Rotfärbung des Fettes führte. Die Schwarzfärbung der Knochen bei indischen Hühnerrassen mag auch von der Nahrung herrühren.

Besonders interessant sind die Experimente und Beobachtungen, welche man gemacht hat, um den Einfluß der Nährpflanzen auf pflanzenfressende Tiere festzustellen. Zunächst sei auf die pflanzenfressenden Landschnecken hingewiesen. Wie bei den Wassermollusken können wir bei ihnen kalkliebende Formen unterscheiden, welche vor allem im Kalkgebirge vorkommen. Abgesehen von den günstigen sonstigen Lebensbedingungen, welche das Gestein ihnen da gewährt, spielt jedenfalls der Kalkgehalt der Pflanzen eine große Rolle. Solche Formen bleiben auf Urgestein viel kleiner und haben viel dünnere Schalen.

Schmetterlingsraupen sind bekanntlich oft, wie viele andere Insektenfresser, monophag (vgl. S. 187). Während die Bären (Arktiiden) von allen möglichen Gräsern und Kräutern leben, die Eulen (Noktuiden) vielfach von verschiedenen Kompositen, Papilio machaon von verschiedenen Umbelliferen, der Schwammspinner (Ocneria dispar), Goldafter (Porthesia chyrsorrhoea) und Ringelspinner (Bombyx neustria) auf allen möglichen Bäumen, widersetzen sich die Raupen von Tagfaltern, von Phalera bucephala, Catocala sponsa und vieler anderer Schmetterlinge jeglichem Wechsel der Nahrung. Immerhin kommt es in der Natur vor, daß Schmetterlingsraupen ihre Futterinstinkte ändern: Lasiocampa quercus, früher nur auf Eichen gefunden, hat sich in neuerer Zeit auch an Pappeln, Weiden, Nußbäume gewöhnt. Ähnlich ist Abraxas grossulariata neuerdings mehr und mehr polyphag geworden. Auch sonst findet man in freier Natur gelegentlich Individuen monophager Arten infolge von Instinktänderungen auf „falschen" Futterpflanzen. Experimente, die in neuerer Zeit von verschiedenen Forschern, besonders von Pictet angestellt wurden, haben uns über interessante Tatsachen und Zusammenhänge belehrt. Schon seit langer Zeit war es in Liebhaberkreisen bekannt, daß durch die Art der Fütterung Farbe, Größe und andere Eigenschaften bei Schmetterlingen beeinflußt werden können. Man nahm und nimmt auch jetzt noch an, daß manche in der Natur vorkommende Varietäten von Schmetterlingsarten ihre Entstehung dem Umstand verdanken, daß sie eine andere Futterpflanze haben als die Stammart. So bildet Lasiocampa quercus in Schottland, wo sie als Raupe auf Heidekraut lebt, die Varietät callunae, in Südeuropa auf der Eiche Quercus robur die Varietät roboris. Die auf der Kiefer weidenden Raupen des Spanners Ellopia prosopiaria liefern rötliche Schmetterlinge; auf der Fichte entstehen die grünen Schmetterlinge der Aberration prasinaria.

Pictet hat nun diese Beziehungen experimentell untersucht. Zunächst hat er festgestellt, was vor ihm schon durch Poulton, Standfuß und andere angegeben worden war, daß die

Art des Futters die Färbung der Raupen stark beeinflußt. Nach Poulton spielt bei der Raupenfärbung das Chlorophyll der Pflanzennahrung eine große Rolle: Raupen von Agrotis pronuba, mit grünen oder etiolierten Krautblättern gefüttert, ergaben stets normal gefärbte, gelbbraune Raupen. Individuen, gefüttert mit Blättern, aus denen der gelbe und grüne Farbstoff ausgelaugt war, bildeten nur das braune Pigment. Nach Standfuß ändert die Raupe von Eupithecia absinthiata in wenig Stunden ihre Farbe je nach der Nahrung: sie wird goldgelb, wenn sie Solidagoblütenblätter frißt, rosa durch solche der Grasnelke (Statice armeria), weiß durch Pimpinella saxifraga, blau durch Succisa pratensis, braun durch Artemisia vulgaris.

Solche Bewirkungen können auch weniger direkter Natur sein und sich nach Pictet dann auch mehr oder weniger deutlich an den ausgewachsenen Schmetterlingen zeigen. Er gewöhnte die Raupen an eine möglichst von der normalen abweichende Nahrung. Das gelang nur in einzelnen Fällen, meist mußte er relativ nahe verwandte Fütterpflanzen wählen. Fast stets gelang es nur, die jungen Tiere zur Annahme des fremden Futters zu bringen. So lassen sich die jungen Raupen von Lasiocampa quercus an alle möglichen Pflanzen gewöhnen, was mit den vorhin erwähnten Beobachtungen in freier Natur gut übereinstimmt. Schwerer sind die Raupen von Ocneria dispar zu gewöhnen, bei denen aber Pictet auffallende Einflüsse des Futterwechsels feststellen konnte. Die Normalnahrung der Raupe ist bei dieser Art das Laub von Eiche und Birke. Die jungen Raupen lassen sich, wenn auch schwer, an das Fressen von Walnußblättern gewöhnen. Die normalen Männchen sind dunkel, schwarzgrau mit vier Zickzacklinien auf den Vorderflügeln; die Weibchen sind weißlich grau oder gelblich, viel heller als die Männchen und haben schärfer sich abhebende Zeichnungen. Die Männchen der ersten Walnußgeneration (F_1) sind ganz hell, blaßgelb, die Zeichnungen der Flügel sind besonders in deren Mitte undeutlich oder verschwunden. Die Weibchen sind fast weiß, ganz transparent. Männchen und Weibchen sind erheblich kleiner als in der Elterngeneration (Abb. 705 Fig. 1 u. 2).

Die Raupen der folgenden Generation (F_2) fressen viel bereitwilliger Walnußblätter. Sie zeigen als Schmetterlinge eine weitere Verstärkung der Abänderungen, sind noch kleiner, aber so sehr konstitutionell geschwächt, daß sie keine Eier produzieren. Pictet griff nun zu dem Mittel, die F_2-Generation wieder mit Eiche zu füttern, um sodann die F_3- und F_4-Generation wieder zu Walnußblättern zu zwingen. Trotz des Normalfutters zeigten die Schmetterlinge der F_2-Generation noch deutlich die Folgen des Walnußfutters (Abb. 705 Fig. 3 u. 4). Wird nun die F_3-Generation wieder mit Walnuß gefüttert, so verstärken sich die Abänderungen der Merkmale noch weiter (Abb. 705 Fig. 5 u. 6). Nach einer weiteren Walnußgeneration (F_4) zeigt sich aber merkwürdigerweise eine Rückkehr zum dunkleren, normalen Färbungstypus der Ausgangsform (Abb. 705 Fig. 7—9).

Parallelversuche am Baumweißling (Aporia crataegi), kleinen Fuchs (Vanessa urticae) u. a. ergaben, daß Nahrungsmangel Zwergwuchs, lange Raupenzeit, kurze Dauer der Verpuppung und unter Umständen Abänderung der Färbung, und zwar Tendenz zum Hellerwerden bewirkt. All das tritt auch ein, wenn das Tier Pflanzen fressen muß, die mechanisch oder chemisch schwer ausnutzbar sind, also z. B. infolge dicker Zellwände, eingelagerter Kristalle oder durch Behaarung schwer zu zerkauen sind. Umgekehrt kann eine Art von Überernährung bei Fütterung mit Pflanzen erzielt werden, welche für die Zerkleinerung und Verdauung weder mechanische noch chemische Schwierigkeiten bereiten. Dann wachsen die Raupen sehr rasch und über die Norm; sie verpuppen sich bald, und das Puppenstadium dauert länger als bei den schlecht genährten Individuen. Sie liefern dunkle, melanistische

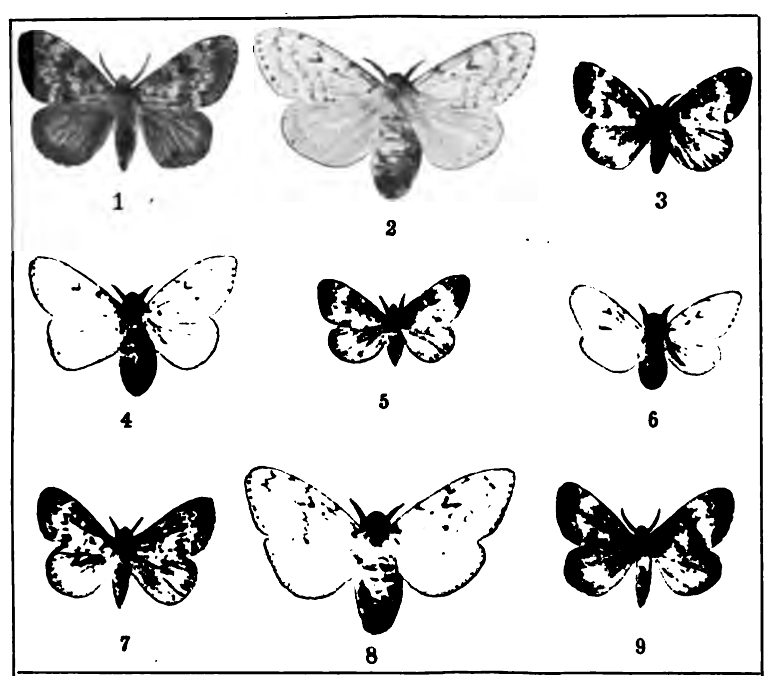


Abb. 705. Ocneria dispar. Fig. 1: Männchen; Fig. 2: Weibchen, erste mit Walnußblättern gefütterte Generation (F_1): Fig. 3: Männchen; Fig. 4: Weibchen, zweite mit Walnußblättern gefütterte Generation (F_2); Fig. 5: Männchen; Fig. 6: Weibchen, erste Generation mit Walnuß, zweite mit Eiche gefüttert (F_3); Fig. 7. Männchen; Fig. 8: Weibchen, erste Generation mit Walnuß, zweite mit Eiche, dritte und vierte mit Walnuß gefüttert (F_4); dazu Fig. 9: Männchen. (Nach Pictet aus Morgan.)

Schmetterlinge, was Pictet so erklärt, daß bei ihnen die lange Puppenruhe dem Pigment die Zeit zu voller Entwicklung läßt, während bei den schlecht genährten Individuen die chemischen Prozesse infolge der kurzen Puppenzeit nicht vollkommen ablaufen können, was die Erzeugung albinistischer Formen zur Folge hat.

Besonders wichtig scheinen mir bei diesen Versuchen die Vererbungstatsachen zu sein, welche je eine folgende Generation zur Annahme des abnormen Futters geneigter erscheinen lassen als die vorhergehende. Diese Zusammenhänge sind sehr wichtig für das Verständnis der Entstehung von Ernährungsspezialisten (vgl. S. 192).

Es gibt eine Anzahl von Angaben, welche auf eine Beeinflussung des Geschlechts durch die Art der Nahrung hinweisen sollen. Nußbaum gab an, daß bei Hydra reichliche Ernährung die Bildung weiblicher Geschlechtsorgane begünstigt. Derselbe erhielt in seinen Kulturen des Rädertiers Hydatina senta bei starker Ernährung nur Weibcheneier, bei mangelhafter nur Männcheneier. Neuerdings hat Shull durch Zusatz bestimmter Substanzen zum Kulturmedium das Geschlecht bei den Rädertieren zu beeinflussen geglaubt. Die meisten Versuche deuten darauf hin, daß Wärme und günstige Ernährung einen Einfluß auf Geschlechtsbildung und Geschlechtsdifferenzierung haben können, aber in welcher Weise dies geschieht und ob direkt oder indirekt, ist durchaus unklar.

14. Kapitel.

Temperatur und Klima.

Wir wissen, daß die Temperatur von großer Bedeutung für den Ablauf chemischer Prozesse ist. Nach der van t'Hoff'schen Regel wird die chemische Reaktionsgeschwindigkeit bei Temperatursteigerungen um 10° (innerhalb gewisser Grenzen) verdoppelt oder verdreifacht, bei Herabsetzung der Temperatur erfolgt eine entsprechende Verlangsamung. Da chemische Prozesse die wichtigste Voraussetzung aller Vorgänge an den lebenden Organismen sind,

so können wir vermuten, daß alle möglichen Lebensprozesse der van t'Hoff'schen Regel folgen werden. Diese Annahme hat sich auch bestätigt; so sehen wir die Tätigkeit der pulsierenden Vakuolen und die Teilungsgeschwindigkeit bei Protozoen, wenn die Temperatur der Umgebung um 10° steigt, sich verdoppeln. Die Wachstumsgeschwindigkeit von Embryonen, z. B. von Amphibien und Knochenfischen, folgt derselben Regel usw. Schon lange wissen die Fischzüchter, daß die Zeit, welche ein Fischembryo von der Befruchtung bis zum Ausschlüpfen braucht, von der Temperatur des Wassers abhängt. Der amerikanische Salmo fontinalis braucht dazu bei 10° C 50 Tage, bei jedem Grad darüber oder darunter wird die Entwicklungszeit um 10 Tage verkürzt oder verlängert. Pleuronectes platessa, die Scholle, braucht bei 6° C 18¼ Tage, bei 8° C 14½, bei 10° C 12, bei 12° C 10½ Tage. Dorscheier erfordern bei 7½° C 13 Tage, bei — 1,2° 51 Tage bis zum Ausschlüpfen. Bei tiefer Temperatur, z. B. in den Alpen, kann die Entwicklung bei Fröschen sich so verzögern, daß sie im Kaulquappenzustand überwintern und erst im zweiten Jahr zur Metamorphose gelangen. Erhöhung der Temperatur führt dagegen vielfach zu einer Vermehrung der Generationen einer Saison, z. B. bei Borkenkäfern nach Knoche, bei Daphniden, Aphiden, Schmetterlingen usw.

Jede Tierart gedeiht bei einer bestimmten Mitteltemperatur (Optimum) am besten; durch ein Minimum und ein Maximum der Temperatur sind ihrem Leben Grenzen gesetzt. Da die lebende Substanz, das Protoplasma, außerordentlich wasserreich ist, so ist es begreiflich, daß für die meisten Tierarten das Minimum um den Gefrierpunkt herum liegt. Wenn die Temperatur des Tierkörpers unter 0° sinkt, so hören im Protoplasma die chemischen Prozesse, welche das Leben bedingen, auf. Allerdings müssen wir bedenken, daß das Protoplasma stark salzhaltig ist, daß infolgedessen sein Gefrierpunkt unterhalb von 0° gelegen ist. So ist es denn verständlich, daß Tiere in der Tiefsee in Wasser, dessen Temperatur zwischen 0° und — 2,5° liegt, existieren können. In großen Teilen des nordatlantischen Ozeans hat bekanntlich das Tiefseewasser eine so niedrige Temperatur. Auch die Nordpolfahrer, z. B. Nansen, und neuerdings die Südpolarexpeditionen haben in Tümpeln im schmelzenden Eis Kopepoden und andere Krebstiere gefunden. Das Maximum dürfte bei Wassertieren bei etwa 50° C liegen. Lufttiere können vorübergehend noch höhere Temperaturen aushalten, ebenso wie für sie das Minimum sehr tief liegt.

Für das Verhalten der Tiere gegen verschiedene Temperaturen ist jeweils die Konstitution der einzelnen Art maßgebend. Während die einen große Kälte vertragen können, sind die anderen unempfindlich gegen Wärme; bei den einen ist die Differenz zwischen dem Maximum und Minimum eine sehr beträchtliche, bei den anderen eine sehr geringe. Nach solchen Gesichtspunkten können wir die Tiere in bestimmte Gruppen einteilen.

Zunächst können wir Wärmetiere oder Thermophile von Kältetieren oder Psychrophilen unterscheiden. Betrachten wir zunächst die Thermophilen. Es sind das Tiere, deren Minimum und Maximum relativ hohen Regionen der Thermometerskala angehören. So können wir unter den Wassertieren als typische Wärmeformen die Korallen bezeichnen, für welche das Minimum etwa 25° C beträgt; das bedingt, daß sie kaum über den Tropengürtel nach Norden oder Süden vordringen, daß sie kaum über 100 m in die Tiefe des Meeres hinabsteigen, und daß sie im kalten Auftriebwasser an den Westküsten der großen Kontinente fehlen. Größere Tiergruppen, welche vorwiegend aus Warmwassertieren zusammengesetzt sind, sind: die Ctenophoren, die Siphonophoren, die Heteropoden und die Pyrosomen; dies alles sind Planktontiere des Warmwassergebietes. Wo solche Warmwasserformen in höheren Breiten auftreten, sind sie durch warme Meeresströmungen dahin ver-

schleppt, wie z. B. die Golfstromtiere an den Küsten Englands und Norwegens, die Kuro-Shiwotiere in Nordjapan. In allen Gruppen des Tierreichs finden wir einzelne an die Wärme gebundene Familien, Gattungen und Arten. So ist Janthina eine typische Warmwasserschnecke; unter den höheren Krebsen sind z. B. die Trapezien und Sesarmen Warmwassertiere. Alle jene Süßwassertiere, welche man jetzt so viel in heizbaren Aquarien bei uns züchtet, sind solche Warmwassergeschöpfe, z. B. unter den Schnecken die großen Ampullarien, unter den Fischen die Cichliden, die Makropoden und die Labyrinthfische. Auch die Süßwasserkrabben (Potamonidae) sowie die Palämoniden und die Lungenfische sind alles Warmwasserformen.

Es gibt aber auch Wassertiere, welche viel höhere Temperaturen, als sie gewöhnlich im Meer oder im Süßwasser der Tropen vorkommen, zu ertragen vermögen. Es gelingt experimentell, Tiere an relativ hohe Wassertemperaturen zu gewöhnen; so kann man Protozoen bei 35—40° C züchten. Ähnliche Experimente sind auch mit Würmern, Schnecken und Arthropoden ausgeführt worden. Die interessantesten Experimente führt uns aber die Natur selbst in den heißen Gewässern vor. Es gibt eine ganz bestimmte und charakteristische Fauna der Thermalquellen und ihrer Abflüsse, welche naturgemäß immer artenärmer wird, je höher die Wassertemperatur steigt. In Quellen, deren Wasser eine Temperatur von 28—35° C besitzt, kommen viele Tierformen noch vor; es sind das ja Temperaturen, welche das Süßwasser in den Tropen nicht selten erreicht. So kommen in den italienischen heißen Quellen eine große Menge von Protozoen aber auch von höheren Tieren vor. In den Quellen von Viterbo fand Issel z. B. bei 50—52° C eine Amöbe vom Typus der A. limax und das Infusor Nassula elegans. Bei 35° C lebten Larven der Zuckmücke Chironomus und der Eintagsfliege Ephemera, bei 39—40° die Käfer Bidessus geminus Fabr., eine Dytiscide und Laccobius subtilis Kiesw., eine Hydrophilide. Fast in allen Thermen Italiens finden sich Arten dieser beiden Gattungen, einzeln oder gemeinsam; so in Campiglia Marittima (Toskana) Bidessus geminus Fabr. bei 41°, in Acqui (Piémont) Bidessus geminus bis 42°, Laccobius gracilis Motsch bis 40°, in Valdieri (Piémont) Laccobius sellae Sharp bis 45°, in den Euganeischen Quellen Bidessus thermalis Germar bis 45° usw. In den heißen Quellen von Albano lebt eine Schnecke, Hydrobia aponensis, bei 44° C; sie erträgt aber über 50°, ebenso wie die Schnecke Bithynia thermalis, welche noch bei 53° gefunden wurde; bei 45—46° C leben außer Protozoen das Rädertier Philodina roseola und der Käfer Hydroscapha gyrinoides. Ja selbst Fische ertragen zum Teil erstaunlich hohe Temperaturen. So hat schon im Jahre 1802 Lacépède angegeben, daß in Tunis Sparus desfontainii bei 37,5 C vorkommt. Ich habe selbst in dem an heißen Quellen so reichen Gebiet des Yellowstoneparks im Felsengebirge von Nordamerika überraschende Beispiele davon beobachtet, daß Fische, die sonst kälteliebenden Gruppen angehören, sich an warmes Wasser gewöhnen können. Die Forelle Salmo mykiss Walb. findet man in diesem Gebiet häufig an der Einmündung heißer Quellen in die Flüsse; eine reiche Fauna von allen möglichen Tieren hat sie offenbar dorthin gelockt. Leuciscus atrarius (Girard) findet sich im Heartlake in Mengen an der Mündung des heißen Witch Creek und steigt in demselben auf, obwohl sein Wasser zur Hälfte Geysirn und heißen Quellen entstammt. Er wurde noch gefangen bei 85° F (= 29,4° C). Im Hot River, dem Abfluß der Mamutquellen zum Gardinerfluß, lebt Catostomus griseus bei 31° C, junge Forellen bei 24° C; Cottus bairdii (Girard) var. punctulatus Gill ist im Gibbonriver bei den heißen Quellen häufig. Alle diese Fische sieht man im Wasser umherschwimmen, obwohl dieses manchmal dampft; sicher halten sie sich oft für kürzere Zeit in Wasser von höheren Graden, als wie vorhin angegeben wurde, auf. Manchmal geraten sie sogar

in sehr heißes Wasser und werden dann oft in ganzen Scharen in gekochtem Zustand tot aufgefunden. Plötzliches Zuströmen von schwefelhaltigem Quellwasser tötet auch oftmals die Fische. Merkwürdig ist die Tatsache, daß alle Forellen des Yellowstonegebietes viel weniger lebhaft sind, als die gleiche Art an anderen Orten es zu sein pflegt. Sehr auffallend ist die starke Infektion von Salmo mykiss in den Seen des Yellowstonegebietes durch den Bandwurm Dibothrium cordiceps Leidy. Ob wohl die Wärme des Wassers die Infektion begünstigt? Diese Formen von Fischen unterscheiden sich biologisch wesentlich von den oben erwähnten typischen Bewohnern heißer Quellen, unter denen die Käfer, Schnecken und das Rädertier echte Heißwassertiere sind. Ein genaueres Studium der heißen Quellen wird uns sicher ähnliche Kategorien in ihrer Fauna kennen lehren, wie wir sie früher für die Salzgewässer beschrieben haben (S. 840).

Luftbewohnende Wärmetiere sind z. B. die Zwergmoschustiere, die Reptilien, viele Tropenvögel, die Baumfrösche der Tropen, die Vogelspinnen, die Landkrabben, die Termiten, zahlreiche Landschnecken, die Landplanarien und meisten Landblutegel. Unter den Affen verlangen besonders die Menschenaffen hohe Temperaturen. Alle diese Tiere verlieren bei sinkender Temperatur an Aktivität, sie fressen schlecht, neigen sehr zu Erkrankung und sterben in vielen Fällen. Es sind das nur einige willkürlich herausgegriffene Beispiele. In neuester Zeit hat Handlirsch gezeigt, daß unter den Insekten alle ursprünglichen tiefstehenden Gruppen der Hemimetabolen ausgesprochen wärmeliebend sind, während die Holometabolen sich umgekehrt verhalten. Bei ihnen, also den Insekten, welche ein Puppenstadium durchmachen, stellt dies wohl eine Anpassung an kälteres Klima dar, in welchem es vielleicht entstanden ist. Denn in jeder Reihe dieser höheren Insekten sind die ursprünglichen Formen kälteliebend, und nur die hochspezialisierten Endformen sind wärmeliebend.

Als kälteliebende Wassertiere wären zunächst viele Meeresbewohner der polaren Gebiete und der Tiefsee anzuführen. Auf viele Tiefseetiere aus allen möglichen Gruppen, z. B. Haie, Knochenfische, Cephalopoden und höhere Krebse, wirkt beim Heraufholen die Wärme des Oberflächenwassers viel verderblicher als der geringere Druck oder die übrigen Veränderungen, denen sie ausgesetzt werden. Ich konnte selbst Tiefseekrebse in entsprechend gekühltem Meerwasser tagelang am Leben erhalten. Unter den Meerestieren der oberflächlichen Schichten sind einige kälteliebenden Gruppen ausschließlich auf die polaren Regionen beschränkt. Ich führe unter den Fischen die Gadiden, unter den Krebsen die Crangoniden und Lithodiden, von einzelnen Formen die Arten von Calanus, Pandalus und Pasiphaea, ferner die Krabben Hyas araneus (Abb. 359 S. 411) und Chionoecetes opilio (Abb. 706), von Stachelhäutern die Seegurke Cucumaria frondosa an. Unter den Süßwassertieren sind die Salmoniden (Lachse) und die Astaciden (Flußkrebse) Kaltwassertiere. Sie bevorzugen die kühlen Gewässer der nördlichen Halbkugel und suchen in ihnen speziell den Oberlauf der Flüsse und Bäche auf. So ist für den Flußkrebs (Potamobius astacus L.) 23° C das Maximum, für die erwachsenen Forellen 15° C, für deren Eier und Embryonen jedoch nur 6—7° C. Ausgesprochen kälteliebend sind die Tiere der Quellen und Bergbäche. Typische Quellbewohner sind viele Strudelwürmer z. B. Planaria alpina, Polycladodes alba, Polycelis cornuta und Prorhynchus fontinalis, die Bythinellen unter den Schnecken, einige Wassermilben (z. B. Protzia squamosa) sowie einige Insektenlarven. Charakteristisch für die Bergbäche sind eine ganze Anzahl von Larven der Simulien und der Eintagsfliegen. Vielfach sind es die nämlichen Arten, die wir früher wegen ihrer Anpassung an das strömende Wasser besprochen haben. Außer Salmoniden, also Lachsen, Forellen und Saiblingen, sind für diese Region unserer Bäche die Kroppe (Cottus gobio) und die



Abb. 706. Chionoecetes opilio Fabr. Die Eismeerkrabbe. Länge des Körpers bis 25 cm. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Schmerle (Nematochilus barbatula) charakteristisch. Viele Kaltwasserformen des Süßwassers zeigen deutliche Beziehungen zu den Bewohnern von Höhlen und unterirdischen Gewässern. So findet man in den Quellen, wahrscheinlich vom Wasser aus dem Innern der Erde heraufgespült, die zarten Quellschnecken (Lartetien oder Vitrellen), die Höhlenkrebse Niphargus puteanus und Asellus cavaticus, die blinde Planarie Dendrocoelum infernale. In kalten Gewässern Süddeutschlands und des Alpengebietes finden sich oft solche Kaltwasserformen weit von ihrem eigentlichen hochnordischen Verbreitungsgebiet. Man vermutet, daß sie Reliktenformen aus der Eiszeit darstellen. Die früher besprochenen Relikten, wie Mysis relicta, Pontoporeia usw., sind auch in der Gegenwart kälteliebende Tiere geblieben und suchen die kalten Regionen der Gewässer je nach den Jahreszeiten auf, pflanzen sich zum Teil im Winter fort usw. In den Flüssen und Bächen findet sich eine deutliche Gruppierung der Fauna nach der Temperatur; im warmen Unterlauf finden wir eine andere Fauna als im kalten Oberlauf. Sehr charakteristisch ist in unseren Gebirgsbächen die Verteilung der Planarien, von denen z. B. Planaria gonocephala im Unterlauf, Polycelis cornuta im Mittellauf und Planaria alpina im Oberlauf und Quellgebiet vorkommen; für jede der Arten besteht ein anderes Optimum der Wassertemperatur. Ähnlich deutliche Abhängigkeit ist in der Verbreitung der Flußfische wohl bekannt.

Kälteliebende Lufttiere sind z. B. jene Formen, von denen wir in einem früheren Kapitel erwähnt haben, daß sie sich während der Winterszeit fortpflanzen. Unter ihnen sind die Schneeinsekten besonders bemerkenswert. Auf der Oberfläche der Schneefelder, selbst auf den Gletschern, vor allem aber am tauenden Schnee finden wir eine ganze Anzahl niederer, flügelloser Insekten aus der Gruppe der Poduriden. Als bekannteste Formen nenne ich den Schneefloh (Degeeria nivalis) und den Gletscherfloh (Desoria glacialis); häufig findet sich bei uns im Frühling am Rande des tauenden Schnees Podura aquatica. Dieses kaum

einen Millimeter große blauviolette Tierchen kommt in so kolossalen Massen vor, daß man es direkt literweise schöpfen kann. Auch die Winterinsekten aus höheren Gruppen sind vielfach auffallenderweise flügellos. Es gilt das nicht für die eigentümlich spinnenartig mit langen Beinen auf der Schneeoberfläche umherlaufende Fliege Chionea araneoides, eine Bibionide, und für die Wintergeneration einer Anzahl von Gallwespen, sondern auch für die verschiedenen Forstspanner, bei deren Weibchen wir eine fortschreitende Rückbildung der Flügel beobachten. Winterinsekten sind auch die Pseudoneuroptere Boreus hiemalis und die über den schneebedeckten Fluren in der Sonne umhertanzende Wintermücke Trichocera. Manchmal erscheinen auf dem Schnee in Mengen die als Schneewürmer (vgl. auch S. 245 und 858) bezeichneten, sonst unter Steinen lebenden Larven des gemeinen Weichkäfers Telephorus fuscus. Unter den höheren Tieren können wir als kälteliebend die geschwänzten Amphibien anführen, welche in noch höherem Maße als die Flußkrebse auf die nordische Halbkugel beschränkt sind und nur in gebirgigen Gegenden sich dem Äquator nähern. Nordische Vögel und eine ganze Anzahl von Säugetieren, wie Schneefuchs und Schneehase, der Irbis oder Schneeleopard, Lamas, Steinböcke, Eisbär, Robben und Walroß sind sehr empfindlich gegen Wärme. Im heißen Sommer kann man leicht beobachten, wie Eisbären und Seehunde in zoologischen Gärten unter der Hitze leiden, und wie sie die durch Wasser und eventuell Eisklumpen ihnen gebotene Abkühlung mit Begierde aufsuchen. Bei all diesen Tieren spielt natürlich die Anpassungsfähigkeit an die verschiedenen Temperaturen eine große Rolle. Sehr wesentlich ist hierbei die Erleichterung oder Erschwerung der Wärmeausstrahlung des Körpers. Im allgemeinen können wir sagen, daß eine Art, welche an das Aushalten extremer Temperaturen angepaßt ist, Schwankungen in der Richtung auf das entgegengesetzte Extrem schwer verträgt.

Überhaupt verhalten sich die Tiere gegen Schwankungen der Temperatur sehr verschieden. Die einen vertragen nur sehr geringe Schwankungen der Außentemperatur; wir bezeichnen sie als stenotherme Tiere. Es gibt sowohl wärmeliebende als auch kälteliebende stenotherme Tiere. So sind z. B. die vorhin genannten kälteliebenden Quellbewohner ausgesprochen stenotherm z. B. Planaria alpina; auch die Schnecken der Gattung Vitrina sind stenotherme Kältetiere; sie vertragen kaum eine Erhöhung der Temperatur um wenige Grade. Stenotherm sind auch viele Planktontiere des Meeres; wenn eine warme Strömung mit einer kalten zusammenstößt, so gehen die Bewohner beider Wasserarten bei der Durchmischung massenhaft zugrunde. Das haben z. B. Römer und Schaudinn am Rand des Golfstromwassers bei Spitzbergen, ich selbst an der japanischen Küste, Chun am Rande des Südpolareises beobachtet. Auch die Tiefseetiere und die Mehrzahl der polaren Meerestiere sind stenotherm. Das gleiche gilt für die wärmeliebenden Tiere der tropischen Meere und für viele der übrigen Wärmetiere (z. B. Termiten, Landkrabben, Vogelspinnen usw), welche wir oben erwähnt haben. Jeder Aquarien- und Terrarienliebhaber, der tropische Tiere hält, weiß, wie empfindlich viele seiner Lieblinge gegen ein Sinken der durch künstliche Heizung erhaltenen hohen Temperatur sind. Auch von den in Käfigen so gern gehaltenen Stubenvögeln sind viele stenotherm. Dagegen sind zahlreiche Tiere der gemäßigten Zone eurytherm, d. h. unempfindlich gegen Temperaturschwankungen. Das gilt z. B. für die Meerestiere der Strandregion unserer Breiten. Pelseneer hat eine große Anzahl von Versuchen, besonders an den Larven unserer gewöhnlichsten Küstentiere gemacht. Er konnte feststellen, daß sie im allgemeinen nur eine Temperaturerhöhung bis auf 30—31° C vertrugen, während ihnen eine Erniedrigung der Temperatur bis zum Gefrierpunkt des Seewassers — 2,6° C nichts schadete. Ein typisch eurythermes Meerestier ist die Auster (vgl. S. 14).

Das gleiche ist bei den vorhin genannten Schneetieren der Fall, welche mittags in der Sonne 20—30° C über Null vertragen und nachts oft bei ebensoviel Grad unter Null einfrieren.

Daß sich die wechselwarmen oder poikilothermen Tiere der Außentemperatur gegenüber anders verhalten als die dauerwarmen oder homoiothermen, ist im I. Bd. S. 441ff. schon ausführlich erörtert worden. Bei ersteren strahlt die durch Stoffwechselprozesse erzeugte Wärme in die Umgebung aus und erwärmt diese. Das wird, soweit unsere Kenntnisse bisher reichen, auch durch die Pigmente der Haut nicht verhindert. Bei den dauerwarmen Vögeln und Säugetieren werden die konstanten hohen Körpertemperaturen jedoch durch besondere Einrichtungen aufrecht erhalten.

Der notwendige Schutz gegen Ausstrahlung wird bei Vögeln wie Säugetieren durch besondere Schichten unter der Haut sowie insbesondere durch die Hautbedeckung vermittelt. Jene bestehen bei Vögeln wie Säugetieren zunächst aus Fett, welches speziell bei den Säugetieren vielfach sehr dicke Lagen bildet und als schlechter Wärmeleiter die Wärme der Muskeln sehr langsam an die Haut abgibt. Bei den Vögeln spielen die Luftsäcke eine sehr wesentliche Rolle, da sie wie Doppelfenster eine ruhende Luftschicht zwischen Körperinnerem und Außenwelt darstellen. Das Gefieder der Vögel bildet an und für sich schon einen sehr guten Schutz gegen Abkühlung. Die Mehrzahl der Konturfedern ist am unteren Ende mit Dunenfiedern versehen, welche im Verein mit den eigentlichen Dunen ein warmes Kleid um den Vogelkörper bilden. Das Wintergefieder ist viel dunenreicher als das Sommergefieder. Vögel, welche kalte Regionen bewohnen, sind dunenreicher als Tropenvögel. Auch der Pelz der Säugetiere ist aus zwei Elementen zusammengesetzt, den Grannenhaaren und den zwischen diesen verborgenen Wollhaaren. Im Sommerpelz tritt das Wollhaar gegenüber dem Grannenhaar sehr stark zurück. Bei Säugern, welche rauhe Zonen bewohnen, entwickelt sich im Herbst ein sehr dickes Wollhaar, welches oft das ganze Aussehen des Tieres verändert. Man kann dies schon bei unseren Haustieren, z. B. den Pferden, beobachten, deren glänzendes Fell im Winter eine Umwandlung in einen rauhen wolligen Pelz erfahren kann. Noch viel größer sind die Gegensätze zwischen Sommerpelz und Winterpelz bei den innerasiatischen Wildpferden, welche für die großen Kontraste des tibetanischen Höhenklimas eingerichtet sind. Ebensolche Gegensätze finden wir bei vielen anderen Huftieren, so z. B. Wildschafen und Steinböcken, Wisent und Bison, ferner Raubtieren, wie dem Schneeleoparden oder Irbis und dem sibirischen Tiger, der in seinem zottigen Winterpelz ein ganz anderes Bild darbietet als der wie Atlas glänzende bengalische Königstiger. Selbst Verwandte von Tieren, deren in der Gegenwart lebende Vertreter sehr haararm oder fast haarlos sind, haben in früheren Erdperioden, in denen sie kalte Klimate bewohnten, ein dichtes, zottiges Fell besessen. Es sind das z. B. Verwandte unserer Elefanten und Nashörner, wie das Mammut und das rauhhaarige Nashorn (Rhinocerus tichorinus). Speziell die Funde von im Eis eingefrorenen Mammuten, die man in Sibirien gemacht hat, und welche die vollkommen erhaltenen Körper dieser urzeitlichen Ungeheuer der Gegenwart überlieferten, haben uns auch Kunde von ihrem Pelz gebracht. Bewohner kalter Zonen, wie z. B. Eisbär, Eisfuchs und der sibirische Tiger, haben selbst im Sommerpelz ein dichteres Fell als ihre Verwandten in wärmeren Gebieten. Trotzdem sind es stets die Winterpelze, welche das begehrte Rauchwerk des Handels bilden. Die Bewohner des gleichmäßigen warmen Klimas der Tropen zeigen in der Regel ein gering entwickeltes Wollhaar. Eine Ausnahme machen zahlreiche Urwaldbewohner, bei denen der wohl eingefettete Pelz den Körper vor der Durchnässung durch die häufigen Regengüsse und damit vor übermäßiger Abkühlung infolge von Verdunstung beschützt. Affen, Baummarder, Halbaffen, Eichhörnchen und andere Säugetiere des Urwalds

sind infolgedessen vielfach durch ein sehr schönes und begehrtes Pelzwerk ausgezeichnet. Die Felle der großen Huftiere und Raubtiere der Tropen und Subtropen pflegen, wenn sie nach Europa kommen, durch ihr glattes, glänzendes Aussehen aufzufallen, welches durch das Überwiegen der Grannenhaare über die Wollhaare bedingt ist. Um so merkwürdiger ist es, daß solche Tiere, wie z. B. die großen Antilopen und Rinder Afrikas, die Zebras, aber auch manche Raubtiere, wie Löwen und Jaguare, in der Gefangenschaft, wenn sie in unseren Breiten den Winter im Freien zubringen müssen, wie das heutzutage in vielen zoologischen Gärten der Fall ist, einen regelrechten Winterpelz bekommen. Es scheint also, daß die Entwicklung des Winterpelzes eine allgemeine Fähigkeit der Säugetiere ist, zu welcher nur bei vielen Tieren in ihrer heißen Heimat der auslösende Reiz fehlt. Allerdings kommen manche der vorhin genannten Säugetiere in Hochländern vor, in denen die Temperatur oft sehr stark sinkt. So ist wohl anzunehmen, daß selbst unter dem Äquator auf den Hochsteppen Afrikas oder am Abhang der Anden die betreffenden Tiere auch unter natürlichen Verhältnissen zeitweise einen Winterpelz bekommen.

Auch die dauerwarmen Tiere strahlen Wärme in ihre Umgebung aus, und zwar um so mehr, je größer der Unterschied ihrer Eigentemperatur von der Außentemperatur ist. Wenn aber in diesem Punkt und in der Wirksamkeit des Wärmeschutzes gleichartige Verhältnisse vorliegen, so können durch die Größe der ausstrahlenden Fläche beträchtliche Verschiedenheiten herbeigeführt werden. Ein kleines Tier hat eine im Verhältnis größere Oberfläche als ein großes. Es muß daher auch mehr Wärme ausstrahlen. So finden wir denn die kleinsten Vögel in den wärmsten Gegenden; der einzige Kolibri, der in 4000—5000 m Höhe emporsteigt, ist der Riesenkolibri (Patagona gigas). Bergmann hat darauf hingewiesen, daß im allgemeinen von unseren Vögeln die größeren Arten der Gattungen weiter nach Norden gehen und später in die Winterquartiere aufbrechen. Neuerdings hat v. Boetticher gezeigt, daß von sehr vielen Vogelarten größere Rassen im Norden, kleinere im Süden verbreitet sind.

Die Vögel haben überhaupt im ganzen eine kleinere ausstrahlende Oberfläche als die Säugetiere, liegen doch bei ihnen die Vordergliedmaßen dem Rumpf dicht an, Ohrmuscheln fehlen ihnen, Schnabel und der nackte Lauf samt Zehen, die fast nur aus Haut, Knochen und Sehnen bestehen, kommen für die Wärmeabgabe gar nicht in Betracht. So finden wir denn, daß relativ viel kleinere Vögel der Winterkälte trotzen können, als Säugetiere, von denen bei uns der Hase die kleinste Form ist, die sich im Winter im Freien aufhält, während alle anderen Wintersäuger, wie Reh, Hirsch, Wildschwein, große Tiere sind. Hesse hat vielfach darauf hingewiesen, daß wir in der Herzgröße einen Maßstab für den bei frostfesten, dauerwarmen Tieren gesteigerten Stoffwechsel besitzen. Der Hase hat nach seinen Untersuchungen ein relatives Herzgewicht von 8,8‰, das höhlenbewohnende Kaninchen nur von 3,16‰; der Raubwürger, der im Winter bei uns bleibt, hat ein Herzgewicht von 16,5‰, der Neuntöter dagegen, der viel kleinere Zugvogel, nur von 11‰.

Die Säugetiere der Tropen, wie Giraffe, Gazelle, Gibbon und Spinnenaffe, können eine unverhältnismäßig größere Körperoberfläche aufweisen, als sie die plumpen kurzbeinigen Eisbären, Moschusochsen usw. der polaren Gegenden besitzen können. Säugetiere warmer Länder, welche eine sehr geringe Oberflächenentwicklung besitzen, wie Elefanten, Nashörner, Nilpferde, sind haarlos und wie wir früher (S. 423) schon erfahren haben, sehr der Abkühlung im Wasser bedürftig.

Der wesentliche Unterschied zwischen Kaltblütern und Warmblütern unter den höheren Wirbeltieren besteht darin, daß letztere in ihrem Mittelhirn vielleicht auch im verlängerten

Mark ein Zentrum besitzen, welches die Atmung, die Hautdrüsen und die Blutzirkulation besonders in der Haut dirigiert. Wenn Kaltblüter verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden, so steigt mit steigender Temperatur die Wärmeproduktion, um mit sinkender zu sinken. Bei Warmblütern steigert dagegen tiefe Außentemperatur den Stoffwechsel und führt dadurch stärkere Wärmebildung herbei. Dies geschieht hauptsächlich durch den Stoffwechsel in den Muskeln, welche reflektorisch Bewegungen (Zittern) ausführen. Auch bei Steigerung der Außentemperatur über ein gewisses Optimum findet, allerdings geringere, Steigerung der Wärmebildung im Warmblüterorganismus statt. Die Wärmeabgabe wird nun durch das vasomotorische Nervensystem derart reguliert, daß bei kalter Außentemperatur die Hautgefäße sich verengern und von weniger Blut durchströmt werden, das somit weniger von seiner Wärme abgeben kann. Bei hoher Außentemperatur dagegen erweitern sich die Hautgefäße und steigern damit die Möglichkeit der Wärmeabgabe. Bei den Säugetieren wird dies noch wesentlich durch die ebenfalls reflektorisch bei steigender Außentemperatur oder bei Zunahme der Wärme im Körper erfolgende Sekretion der Schweißdrüsen (vgl. S. 783) unterstützt. Der auf der Haut verdunstende Schweiß bindet Wärme, wodurch der Körper abgekühlt wird. Tiere ohne oder mit nicht funktionierenden Schweißdrüsen brauchen andere Hilfsmittel zur Wärmeabgabe. Hunde z. B. atmen heftig mit geöffnetem Maul und heraushängender Zunge, was die Wasserdampfabgabe bei der Respiration, die sonst gering ist, und die von den Schleimhäuten der Mundhöhle sehr steigert.

Unter den landbewohnenden Wirbeltieren können infolge ihres vorzüglichen Wärmeschutzes die Säugetiere am weitesten nach Norden vordringen. Nächst ihnen sind die mit dicken Fettpolstern versehenen Pinguine Tiere, welche sehr harte Kälte zu vertragen vermögen. Die Mehrzahl der Vögel entzieht sich aber, wie wir in einem früheren Kapitel ausführlicher erörtert haben, durch Wanderung in wärmere Regionen dem Einfluß der Winterkälte. Nun leben aber auch viele Reptilien, Amphibien, Fische und niedere Tiere in Gegenden der Erde, in denen ein strenger Winter herrscht. Unter den wirbellosen Tieren sind viele einjährig, d. h. sie kommen nur während der guten Jahreszeit in aktivem Zustande vor, während sie den Winter in irgendeinem Dauerzustand, z. B. als Ei, durchmachen. Aber auch unter den Wirbellosen sind manche genötigt, im erwachsenen Zustand zu überwintern. Wir haben das früher von den befruchteten Weibchen der Wespen und Hummeln gehört; dasselbe gilt für viele andere Insekten, welche entweder als Larve, als Puppe oder als Imago überwintern. Viele von ihnen suchen zu diesem Zweck verborgene Winterquartiere auf oder fertigen sich Gespinste und andere Schutzhüllen an. Diese sind aber mehr dazu bestimmt, sie vor Feuchtigkeit und vor Feinden zu bewahren, als ihnen einen Wärmeschutz zu gewähren; denn die betreffenden Arten verfallen unter starker Erniedrigung ihrer Körpertemperatur in einen Starrezustand, in welchem sie gegen große Kälte, Frost, ja selbst gegen Einfrieren sehr widerstandsfähig sind. Auch die Mollusken, vor allem Landschnecken, aber auch die Schnecken und Muscheln des Süßwassers machen einen solchen Zustand der Ruhe und des Hungerns im Winter durch. Bei den luftatmenden Wasserinsekten mit offenem Tracheensystem wird die Atemluft besonders im Anfang des Winters von Wasserpflanzen bezogen; später aber zeigt sich eine auffällige Herabsetzung des Sauerstoffbedürfnisses, welche der Winterstarre landbewohnender Insekten entspricht (Wesenberg-Lund). Ganz ähnlich verhält es sich mit der Winterstarre bei Reptilien, Amphibien und Fischen. Reptilien pflegen sich während der kalten Jahreszeit in Verstecke zurückzuziehen oder in der Erde zu verkriechen. Amphibien wühlen sich in Schlamm ein, was auch viele Fische tun, während andere am Boden der Gewässer fast bewegungslos, wie im Schlaf, verharren. Bei all diesen wechsel-

warmen Tieren sinkt die Körpertemperatur mit der Außentemperatur sehr stark. Die Kälte spielt eine große Rolle beim Beginn der Winterstarre. Wir werden aber gleich nachher sehen, daß bei ihnen wie bei den echten Winterschläfern der Beginn der Ruheperiode durch andere Vorgänge bedingt ist. Die Winterstarre der wechselwarmen Tiere unterscheidet sich von dem eigentlichen Winterschlaf der gleichwarmen Tiere meistens dadurch, daß sie sehr leicht unterbrochen werden kann. Eine vorübergehende Steigerung der Temperatur genügt oft, um solche Tiere zu erwecken. So konnte man in den letzten milden Wintern hier in Freiburg im Breisgau an schönen Tagen eine ganz auffallend reiche Tierwelt im Sonnenschein sich tummeln sehen. Vor allem waren die Insekten reichlich vertreten, z. B. viele Mücken, Motten und andere Schmetterlinge, Käfer, dazu noch Spinnen. Merkwürdigerweise konnte man im Dezember und Januar auch zahlreiche Fledermäuse, die ja zu den echten Winterschläfern gehören, umherfliegen sehen. In den Bayrischen Alpen konnte ich mitten im Winter auf schneebedeckten Berghängen noch auffallendere Beobachtungen machen. So fand ich an verschiedenen Orten außer vielen Insekten auf dem Schnee auch Regenwürmer, welche sich durch ihn hindurchgebohrt hatten. Bei Tegernsee fand ich an einem sonnigen Tag Exemplare der Bergeidechse (Lacerta vivipara) auf dem Schnee munter umherlaufen, obwohl die Schattentemperatur 6° unter 0 betrug; ich fing einige von ihnen ein, welche, als der Schatten des gegenüberliegenden Berghangs auf sie fiel, erstarrt waren, ehe sie wieder einen Schlupfwinkel hatten erreichen können. Alle diese Starrezustände sind zugleich Hungerperioden.

Der eigentliche Winterschlaf ist eine Eigentümlichkeit der Säugetiere. Die gleichfalls homoiothermen Vögel halten niemals Winterschlaf. Winterschläfer sind in unserer Fauna die Fledermäuse und viele Nager, dazu unter den Insektenfressern der Igel. Von den Nagern sind die bekanntesten Winterschläfer Murmeltier, Hamster, Ziesel, Siebenschläfer und Haselmaus. Manche Formen, die vielfach als Winterschläfer bezeichnet werden, sind es nicht im eigentlichen Sinne des Wortes und machen nur einen kürzer dauernden, leicht unterbrochenen Schlafzustand durch. Das ist z. B. beim Dachs und bei den Eichhörnchen der Fall, welch letztere sich in ausgepolsterte Nester im Winter zurückziehen, aber dort wie auch andere Nager Nahrungsvorräte eingesammelt haben, von denen sie bei Unterbrechungen des Schlafzustandes zehren. Übrigens ist der Winterschlaf auch bei den echten Winterschläfern nicht kontinuierlich, sondern durch mehrmaliges, z. B. beim Murmeltier fünf- bis zehnmaliges, Aufwachen unterbrochen. Die Tiere entleeren bei diesem Aufwachen Kot und Harn. Manche, wie die Ziesel, fressen dann auch. Die typischen Winterschläfer sind Tiere, welche sich von Insekten und Pflanzenteilen ernähren. Sie entsprechen also unter den Säugetieren jener Gruppe unter den Vögeln, welche im Winter als Zugvögel ihre Heimat verlassen haben.

Der Winterschlaf ist ein Schutzmittel dieser Säugetiere, welches in seinem Wesen so ziemlich der Enzystierung niederer Tiere entspricht. Im Winterschlaf verfallen die Tiere in einen lethargischen Zustand, während dessen sie starr sind, sich nicht bewegen und keine Nahrung aufnehmen. Viele von ihnen haben eine typische, zusammengerollte Haltung (Oberflächenverkleinerung), die Atemfrequenz und der Puls sind sehr herabgesetzt. Das Herz führt auch im arteriellen Teil des Kreislaufs kohlensäurereiches Blut. Die Körpertemperatur schwankt wie bei einem wechselwarmen Tier entsprechend der Außentemperatur und kann z. B. beim Ziesel sogar unter Null sinken. Nach Valentin zeigte ein winterschlafendes Murmeltier folgende Temperaturen:

Außentemperatur	Temperatur des Tieres
10,5° C	10,6° C
6,2° C	6,4° C
5,5₀ C	5,9° C
10,8° C	12,1° C
8,25° C	8,25° C.

Nach Dubois hatten vier verschiedene Murmeltiere bei einer Außentemperatur von 4° C folgende Körpertemperaturen 4,6°, 4,6°, 4,8°, 4,8°, nach Monti vier andere Exemplare bei 14,80° C Außentemperatur 14,75°, 14,55°, 14,15°, 14,30° C. Sehr bemerkenswert ist die Herabsetzung der Reizbarkeit für Sinneseindrücke bei den Winterschläfern. Wenn auch offenbar die Großhirntätigkeit ausgeschaltet ist, so ist die Reflexerregbarkeit doch vollkommen erhalten, was ja die Erweckung auf Reiz hin zeigt. Applizierte Reize steigern die Puls- und Atemfrequenz. Die Tiere sind imstande, auf alle möglichen Reize durch zweckmäßige Bewegungen zu reagieren, wenn diese auch verlangsamt sind. Wie bei Kaltblütern bleiben die abgeschnittenen Organe, z. B. der Kopf der Winterschläfer, noch lange erregbar, aber nur während des Schlafzustandes, bei herabgesetzter Temperatur. Der Stoffwechsel ist stark vermindert, er wird während des Winterschlafs zum größten Teil aus Fettvorräten bestritten. Diese sind von den Tieren während der guten Jahreszeit angesammelt worden; sie bilden mächtige Polster, welche z. B. bei den Murmeltieren eine vor allem in der Halsregion des Rückens sich ausbreitende Masse darstellen, die bräunlich gefärbt ist und von Blutgefäßen ganz durchflochten wird. Man hat sie wohl auch als Winterschlafdrüse bezeichnet. Während des Erwachens aus dem Winterschlaf erfolgt ein intensiver Verbrauch von Kohlehydraten, speziell Glykogen; letzteres ist in der Leber und anderen Organen angehäuft und hat sich meist während des Winterschlafs etwas vermehrt.

Der Winterschlaf dauert bei Fledermäusen und Murmeltieren 5—6 Monate, bei letzteren genau 160—163 Tage, bei Igel und Ziesel 3—4 Monate, bei Hamster, Siebenschläfer und Haselmaus 2—3½ Monate. Ebensolange währt bei dem Dachs und dem Eichhörnchen die Zeit, in welcher sie zurückgezogen leben und leicht in Schlafzustand verfallen. Vom Dachs ist hervorzuheben, daß er nur in der kältesten Periode des Winters in einen schlafähnlichen Zustand verfällt. Sein Weibchen trägt während des Winters ihre Jungen. Dasselbe gilt auch vom braunen Bär und Eisbär, welche beide ebenfalls fälschlicherweise oft als Winterschläfer bezeichnet werden. Sie haben allerdings eine Neigung, sich im Winter zurückzuziehen und viel zu schlafen, was wohl auch mit dem Lichtmangel in Zusammenhang zu bringen ist. Aber selbst in den höchsten Polarbreiten halten weder Eisbär noch Eisfuchs einen echten lethargischen Winterschlaf.

Die winterschlafenden Säugetiere werden wohl mit Recht den poikilothermen und homoiothermen Tieren als heterotherme gegenübergestellt, da sie sowohl bei annähernd konstanter Temperatur als auch bei wechselnder Temperatur des Körperinnern bestehen können. Sie haben vielfach auch im wachen Zustand relativ niedrige Bluttemperaturen, welche ein wenig mit der Außentemperatur schwanken; im gewöhnlichen Schlaf, bei Abmagerung, Krankheit usw. zeigen sie eine große Neigung zum Sinken der Temperatur, sie nähern sich damit Echidna und Ornithorhynchus, welche ja auch Winterschläfer sind. So hat man bei Fledermäusen bei 22° C Außentemperatur eine Körpertemperatur von 31° C festgestellt; bei Igeln sind Schwankungen zwischen 25 und 35° C, beim Siebenschläfer gelegentlich 30° C, beim Murmeltier 36° C gemessen worden. Die charakteristischste Eigenschaft der Winterschläfer ist ihre Fähigkeit, sich kalt zu machen, also zu Kaltblütern zu werden. Ein Zentrum im

Zus

Mittelhirn und im verlängerten Mark führt den Eintritt und das Aufhören des Winterschlafs herbei, indem es Atmung, Kreislauf und Stoffwechsel dirigiert und damit Wärmebildung und Wärmeausgabe beeinflußt.

Die niederen Säugetiere zeigen in dieser Beziehung bemerkenswerte Übereinstimmungen mit den Winterschläfern, die sie wohl von ihren poikilothermen Ahnen geerbt haben. Während bei Echidna jede Regulation der Körpertemperatur durch Atembewegungen, Schweißsekretion und Blutzirkulation in der Haut fehlt, ist bei Ornithorhynchus wenigstens eine angepaßte Kohlensäureproduktion, aber keine Regulierung der Atembewegungen zu konstatieren; Schweißdrüsen sind vorhanden. Bei den Beuteltieren ist die Anpassung an die Temperatur schon auf höherer Stufe, wenn auch noch nicht so vollkommen, wie bei den plazentalen Säugetieren. Sehr bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei letzteren die jungen Lagersäuglinge mit unvollkommener Wärmeregulierung zur Welt kommen, während die Laufsäuglinge auch in diesem Punkt eine fertigere Organisation aufweisen. Der gleiche Unterschied besteht bei den Vögeln zwischen den Nesthockern und Nestflüchtern. Bei den jungen Tieren mit mangelhafter Wärmeregulierung ist eben das Zentralnervensystem mit seinen Wärmeregulierungszentren bei der Geburt noch nicht fertig entwickelt, was bei Nestflüchtern und Laufsäuglingen aber in hinreichendem Maß der Fall ist. Auch bei dem neugeborenen Kind des Menschen ist die Fähigkeit zur Wärmeregulierung nicht vollständig ausgebildet.

Plötzliche Änderung der Temperatur, und zwar sowohl nach oben als auch nach unten, ist der wichtigste Reiz, der die Erweckung aus dem Winterschlaf zur Folge hat. Während des Erwachens erfolgt ein sehr rasches Ansteigen der Körpertemperatur, d. h. man kann wohl mit Recht sagen, daß das Tier erwacht und dann warm wird. Merkwürdigerweise erwärmt sich zuerst der Vorder-, dann der Hinterkörper. Ziesel können z. B. mit noch ganz starren Hinterbeinen davonzuhumpeln suchen. Die Verbrennung des Glykogens vor allem der Leber und des Zuckers der Muskeln geht unter sehr starken Zitterbewegungen vor sich. Man hat bei der Haselmaus in 60 Minuten ein Ansteigen von 13,5 auf 35,75°, also um mehr als 22° festgestellt; bei einer Fledermaus betrug die Steigerung in 14 Minuten ebenfalls 22°, beim Murmeltier in 48 Minuten 12° C. Auch mitten im Winter können die Winterschläfer durch Erhöhung der Temperatur geweckt werden. Sie sollen aber im allgemeinen nicht so munter werden wie im Sommer, auch wenn sie dauernd wach bleiben. Erweckung aus dem Winterschlaf im Winter soll ihnen auch vielfach schädlich sein, wie es denn jedem Züchter von Amphibien und Reptilien bekannt ist, daß diese poikilothermen Tiere bei Unterbrechung oder Verhinderung der Winterstarre leiden. Erniedrigung der Temperatur unter Null Grad soll die Winterschläfer ebenfalls wecken; sie vergraben sich dann tiefer, erwärmen sich unter kräftigen Bewegungen oder fressen von ihren Nahrungsvorräten.

Es ist bemerkenswert, daß sinkende Temperatur den Eintritt des Winterschlafs nicht mit Notwendigkeit herbeiführt. Winterschläfer verfallen vielfach auch in warmen Räumen zur entsprechenden Jahreszeit in den lethargischen Zustand. So haben ja die Siebenschläfer ihren Namen davon, daß sie oft schon im August einen wochenlangen Schlafzustand beginnen. Viele tropische Tiere haben auch zur Zeit der größten Dürre und Hitze, wie wir in einem früheren Kapitel schon gehört haben, einen ganz entsprechenden Starre- und Schlafzustand. Wir haben das früher von Wirbellosen, Fischen, Amphibien und Reptilien erfahren und können hier hinzufügen, daß es auch für Säugetiere gilt, unter denen z. B. der Tanrek (Centetes) auf Madagaskar und die afrikanischen Igelarten einen solchen Sommerschlaf durchmachen. Auch Nahrung kann in reichlichem Maß den Tieren zu Gebote stehen oder

ihnen im Experiment dargeboten werden, ohne daß dadurch der Eintritt des Winterschlafs verhindert würde. Ähnliches gilt auch für Sommer- und Winterstarre der Poikilothermen. Wir können also aus allen unseren Erfahrungen den Schluß ziehen, daß gewisse Zustände im Zentralnervensystem für den Eintritt des Winterschlafs maßgebend sind. Vielleicht können wir sogar sagen, daß er ein weiteres Beispiel für jene durch periodische Wiederholung bedingten mnemischen Erscheinungen ist, die wir früher auf S. 766 erörtert haben. Wir dürfen wohl annehmen, daß auf die verschiedenen Arten der Winterschläfer seit unvordenklichen Zeiten in einer bestimmten Jahreszeit Nahrungsmangel und extreme Temperaturen einwirkten; das hatte zur Folge, daß sie in den Schutzzustand des Schlafs übergingen. Die langandauernde, regelmäßige Wiederholung des Vorganges hat in dem Organismus so tiefe Spuren hinterlassen, daß auch ohne Einwirken des ursprünglich notwendigen Reizes der lethargische Zustand sich rhythmisch von selbst einstellt. Man darf voraussetzen, daß eine Einwirkung mehrere Generationen lang erfolgen müßte, ehe dieser, dem sonst im 24stündigen Rhythmus sich wiederholenden gewöhnlichen Schlaf ähnelnde rhythmische Vorgang sich verwischen würde. Auch bei Poikilothermen, selbst bei Wirbellosen können wir einen ähnlichen Rhythmus feststellen. Bei Insekten finden wir ihn in auffälligster Weise von rhythmischen Erscheinungen im Leben ihrer Futterpflanzen abhängig. Der Starrezustand vieler Insektenlarven trifft nämlich, wenn sie Futterpflanzen haben, deren Laub abfällt, mit der Zeit des Laubfalls zusammen. Und zwar gilt dies sowohl für Formen, bei denen der Laubfall durch sinkende Temperatur, als auch für solche, bei denen er durch Dürre bewirkt wird. Pictet hat gezeigt, daß Raupen, welche sich von immergrünen Pflanzen ernähren, keinen solchen Starrezustand durchmachen; ja er konnte einen solchen auch durch Nahrungsmangel bei ihnen künstlich nicht hervorbringen. Mit Recht schließt er wohl hieraus, daß diese Formen deswegen keinen periodischen Starrezustand besitzen, weil sie in früheren Generationen keine Gelegenheit hatten, einen solchen zu erwerben, da kein Nahrungsmangel auf sie einwirkte.

Ich brauche wohl kaum eigens darauf hinzuweisen, daß die Temperatur einen großen Einfluß auf die Verbreitung der Tierwelt über die Erdoberfläche hat. Wir finden ganz bestimmte Arten an kalte, gemäßigte und warme Klimate gebunden. Im einzelnen ist aber die Verbreitung der Tiere ebenso stark durch die Geschichte der Landmassen sowie durch die Beschaffenheit der Fazies, durch Meeresströmungen usw. bedingt.

Eine sehr große Bedeutung für die Lebenserscheinungen der Tiere hat der periodische Wechsel der Temperaturen, welcher es mit sich bringt, daß, während im Gebiete um den Nordpol Winter herrscht, die südliche Halbkugel ihren Sommer hat und umgekehrt. Am deutlichsten zeigt sich diese Einwirkung, wenn wir die Tiere polarer Regionen mit denjenigen der äquatorialen Zone vergleichen. Die Periodizität im Leben der ersteren fehlt bei den letzteren vollkommen, wenn sie nicht durch lokale Bedingungen herbeigeführt ist. Wir haben früher schon (S. 485) vom Vorkommen und Fehlen solcher Periodizität bei den Fortpflanzungserscheinungen gesprochen, und damals schon haben wir angedeutet, daß der Temperatur beim Entstehen dieser Erscheinungen eine Hauptrolle zukommt. Wir sahen z. B., daß Tropentieren die Periodizität in der Fortpflanzung vollkommen fehlt, d. h. daß sie in allen Monaten des Jahres Eier legen oder Junge gebären können, wenn sie in einem gleichmäßig warmen Klima leben. Der gleiche Mangel an Periodizität tritt uns auch bei den ein gleichmäßig temperiertes Milieu bewohnenden Höhlen- und Tiefseetieren entgegen. Wir haben früher gesehen, daß in Ländern mit verschiedenen gegensätzlichen Jahreszeiten die Brunsterscheinungen und die Fortpflanzung der Tiere stets so fallen, daß die günstigste

Jahreszeit für die Entwicklung der Nachkommenschaft ausgenützt werden kann. Die betreffenden Zeiten sind also auf der südlichen Halbkugel immer ungefähr um sechs Monate gegen die betreffenden Termine der nördlichen Halbkugel verschoben. Verpflanzt man nun Tiere von der einen Halbkugel auf die andere, so wird ihre Fortpflanzungszeit in die verkehrte Jahreszeit fallen. Das gleiche gilt z. B. für Haarwechsel und Mauser. So hat man z. B. in unseren zoologischen Gärten vielfach zu eigenem Schaden beobachtet, daß der australische schwarze Schwan, der chilenische Schwarzhalsschwan, die Casarca und die Coscoroba im Winter zu brüten versuchten. Stets findet das Eierlegen so spät statt, daß die Bruten zugrunde gehen müssen. Ähnliches gilt für Wellensittiche und Zebrafinken. Von Säugetieren sind der Axishirsch und die Hirschziegenantilope zu erwähnen, deren Junge bei uns immer im Winter geboren werden. Immerhin läßt sich eine allmähliche Gewöhnung an den Wechsel unserer Jahreszeiten konstatieren, und zwar viel schneller bei Mauser und Haarwechsel als in der Fortpflanzung. Die Anpassung an die neuen Verhältnisse tritt meist erst nach einigen Generationen ein. Daher kann man sie bei Haustieren besonders gut beobachten. So haben Schafe und Pferde auf der südlichen Halbkugel die Zeit des Haarwechsels und der Brunst vollkommen geändert. Es tritt dies besonders deutlich bei den Schafen Argentiniens, des Kaplands und Australiens hervor.

Auch bei niederen Tieren, selbst bei einjährigen Formen, ist ein Einfluß des Jahreszeitenwechsels auf die Fortpflanzung unverkennbar. Im ersten Band S. 522ff. wurden schon die zyklischen Fortpflanzungsweisen beschrieben. Schon beim gewöhnlichen Generationswechsel kann man eine gewisse Abhängigkeit des Auftretens der Generationen vom Klima erkennen, die bei der Heterogonie noch viel deutlicher wird. Gerade die im ersten Band erwähnten Fälle von Heterogonie bei Blattläusen, Cladoceren und Gallwespen zeigen sich insofern vom Klima beeinflußt, als die parthenogenetischen Generationen in einer anderen Jahreszeit auftreten als die zwei geschlechtlichen. Am deutlichsten tritt uns diese Abhängigkeit bei den Blattläusen entgegen, deren Fortpflanzung im Freien während des Sommers rein parthenogenetisch zu sein pflegt, während im Herbst bei sinkender Temperatur Männchen und Weibchen auftreten. Im Warmhaus gehalten, produzierte aber z. B. Aphis rosae mehrere (vier) Jahre hintereinander nur parthenogenetische Weibchen durch 50 Generationen hindurch.

Genauere Untersuchungen haben aber gezeigt, daß von einem direkten Effekt der Temperatur bei der Entstehung der Geschlechtstiere keine Rede sein kann. Das geht schon aus dem komplizierten Lebenszyklus hervor, den manche Arten besitzen. Wir haben früher schon (S. 573) die eigenartigen Gallen beschrieben, welche die Blattläuse aus der Gattung Chermes (Adelges) auf Nadelhölzern hervorrufen. Eine solche Chermes-Art (Ch. abietis) hat folgenden umständlichen Lebensweg zu durchlaufen. Überwinterte Weibchen an Fichten werden im Frühjahr reif, produzieren parthenogenetisch sich entwickelnde Eier, aus denen Junge entstehen, welche die Bildung von Gallen hervorrufen, in denen sie zu geflügelten Männchen und Weibchen heranreifen. Die meisten derselben wandern nun auf Lärchen, wo jedes Weibchen etwa 40 Eier ablegt. Aus diesen kriechen noch im gleichen Sommer nach 10—14 Tagen Junge aus, die an den Nadeln fressen. Im Herbst gehen sie an die Rinde des Lärchenstamms und überwintern in deren Spalten. Im nächsten Frühjahr wachsen sie heran und legen vom April an Eier, aus denen parthenogenetisch Junge entstehen, die auf die Nadeln wandern und dort zu geflügelten, parthenogenetischen Weibchen heranwachsen. Diese verlassen Ende Mai die Lärche, fliegen auf Fichten, wo sie sich auf die Unterseite der alten Nadeln niederlassen und dort gestielte Eier ablegen. Aus diesen entstehen noch im

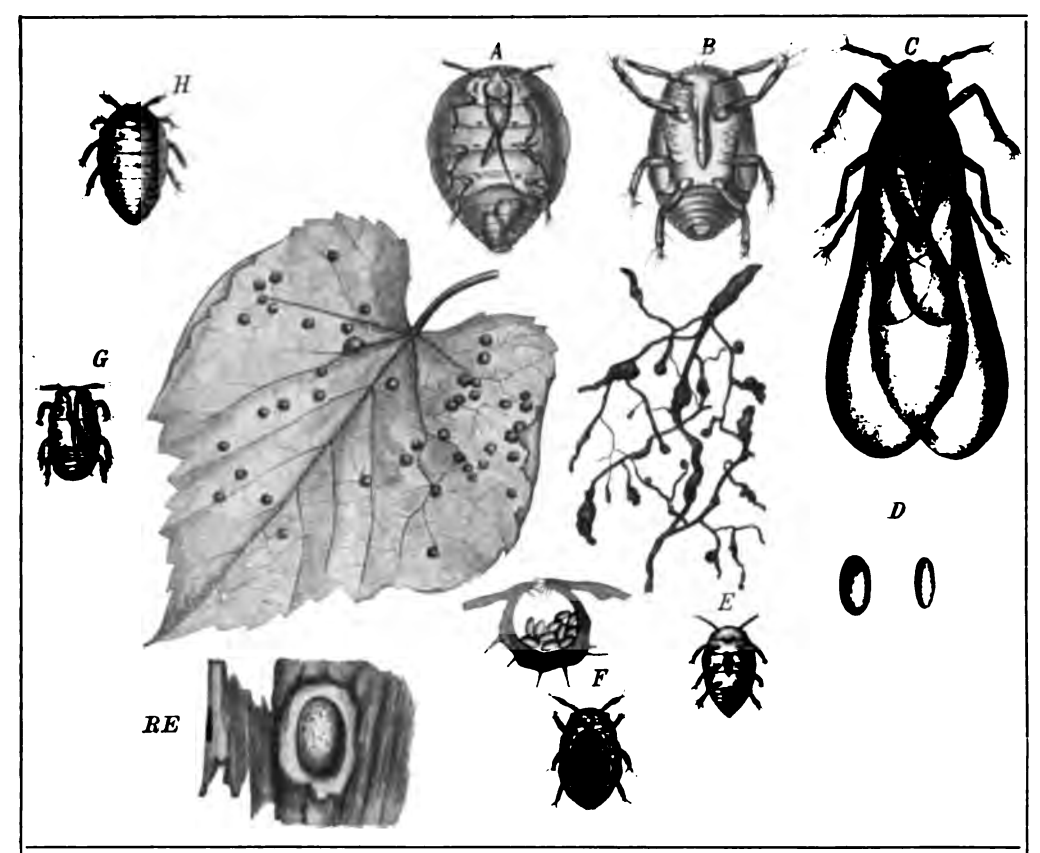


Abb. 707. Lebenszyklus der amerikanischen Reblaus (Phylloxera vastatrix).
A Flügelloses überwinterndes parthenogenetisches Weibchen (Wurzelform); *B* u. *C* geflügelte parthenogenetische Weibchen, Jugendstadium *B* und ausgewachsene *C* (Sommerform); *D* deren Männchen- und Weibcheneier; *E* daraus entstehendes ♂; *F* daraus entstehendes ♀ (mit Ei); *RE* befruchtetes Winterei an der Rinde des Rebstocks; *G* junges parthenogenetisches Weibchen aus Winterei (Wurzelform); *H* älteres parthenogenetisches Weibchen (Wurzelform). (*G*, *H* und *A* sind drei Altersstadien der gleichen Form.) In der Mitte Blatt mit Gallen, darunter Durchschnitt durch eine Galle und Wurzel mit Wurzelgallen. Z. T. Orig. nach der Natur, z. T. nach Leuckarts Wandtafel; meist stark vergr.

Sommer Männchen und Weibchen, welche sich begatten, worauf Eier am Stamm der Fichte abgelegt werden. Die im Oktober auskriechenden Jungen gehen an die Basis von Knospen, in welche sie ihre Rüssel hineinbohren, um in dieser Stellung zu überwintern. Es sind dies die parthenogenetischen Weibchen, welche im Frühjahr die Eier ablegen, aus denen die gallenproduzierenden, zwei geschlechtlichen Formen hervorgehen, und von denen wir bei der Schilderung dieses komplizierten zweijährigen Zyklus ausgingen.

Etwas ausgesprochener ist die Abhängigkeit von der Temperatur bei dem Entwicklungszyklus der Reblaus. Bei dieser überwintern flügellose parthenogenetische Weibchen an den Wurzeln des Weinstocks, durch ihr Saugen dort Gallen erzeugend (Abb. 707). Aus ihnen gehen geflügelte parthenogenetische Weibchen hervor, welche auf die Rebenblätter wandern und dort zwei Sorten von Eiern ablegen, große, aus denen Weibchen, und kleine, aus denen Männchen entstehen. Männchen und Weibchen kopulieren an der Rinde des Rebstocks; die Weibchen legen dort je ein großes Winterei ab. Im Frühjahr schlüpft aus diesem ein flügelloses Weibchen, das an die Blätter geht und dort Gallen produziert. In diesen entstehen die flügellosen parthenogenetischen Weibchen, welche an die Wurzeln gehen, dort überwintern und den Ausgangspunkt für den ganzen Zyklus darstellen.

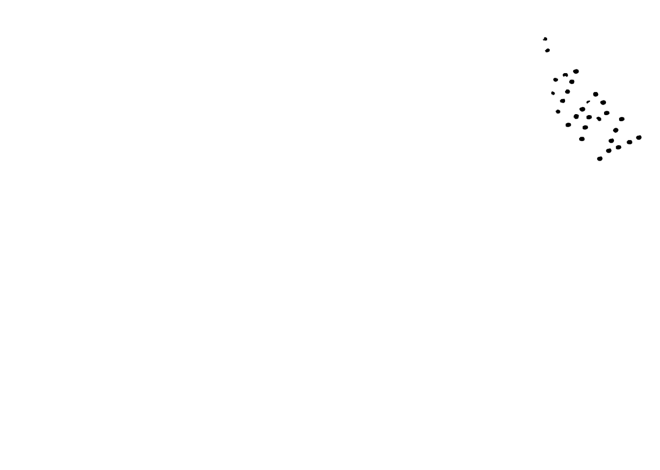
Wenn Chermes-Weibchen im Frühjahr auf der Fichte bleiben, so vermehren sie sich nur parthenogenetisch, die Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen bleiben aus. Die Rebläuse, welche den Weinkulturen Europas so unendlichen Schaden zugefügt haben und noch zufügen, sind ebenfalls ausschließlich parthenogenetische Weibchen. Die Geschlechtsformen und die Blattgallen kommen bei uns nicht vor.

Es scheint also, daß nur bei gewissen Formen von Blattläusen die Temperatur die Entstehung der Generationen direkt beeinflußt. Bei vielen anderen ist der Zyklus infolge der Wirkung der Vergangenheit der Art zu einem so fest geschlossenen geworden, daß keine Einwirkung äußerer Faktoren seinen Ablauf verhindert, wenn sie ihn auch begünstigen und beschleunigen können.

Ähnliches gilt auch für die Daphniden; trotz aller seither gemachten Untersuchungen gelten für sie immer noch im wesentlichen die Angaben, welche Weismann über den Ablauf ihres Lebenszyklus gemacht hat.

Er unterschied monozyklische Formen von polyzyklischen. Erstere sind Bewohner großer Gewässer, die nie austrocknen. So vermehrt sich z. B. Sida crystallina im Titisee und anderen Seen den ganzen Sommer hindurch parthenogenetisch; im Herbst treten Männchen und befruchtungsbedürftige Weibchen auf; deren befruchtete Eier sind Dauereier, welche den Bestand der Art über den Winter sichern. Polyzyklische Formen leben in Tümpeln und Sümpfen, überhaupt in leicht austrocknenden Gewässern. Auch bei ihnen sind die befruchteten Eier die Dauereier, welche Austrocknung und Einfrieren vertragen können und in der Regel die Art über den Winter erhalten. Sie werden aber nicht ausschließlich im Herbst gebildet, sondern es treten mehrmals im Jahre Männchen und befruchtungsfähige Weibchen auf. So finden sich bei Moina rectirostris und Moina paradoxa zwischen den parthenogenetischen Weibchen oft schon in der ersten Generation im Frühjahr Männchen und Weibchen, die befruchtet werden; sicher treten solche in den späteren Generationen von der zweiten ab auf. Bei Daphnia pulex sind in der ersten Generation nur parthenogenetische Weibchen vertreten, in der zweiten neben ihnen wenige ♂ und befruchtungsfähige ♀, in der dritten deren schon ziemlich viele, während die vierte, fünfte und sechste Generation fast stets vorwiegend aus beiderlei Geschlechtstieren besteht. Da bei ihnen die Dauereibildung die einzige Gewähr für das Überstehen einer Austrocknung ihres Heimattümpels bietet, da ferner Tümpel in allen Jahreszeiten austrocknen, so konnten nur solche Formen zu Tümpelformen werden, bei denen zu allen Zeiten unabhängig vom Einfluß der Temperatur Dauereier gebildet werden. Dagegen brauchen Bewohner großer dauernder Gewässer nur selten Dauereier zu bilden, um die nach Temperatur und Nahrungsmangel ungünstige Jahreszeit zu überstehen. Der Zyklus ist durch die Geschichte der Art bestimmt; bis zu einem gewissen Grad können äußere Einflüsse die Bildung von Dauereiern auslösen. Aber ganz willkürlich zu erzeugen sind sie, vor allem auch durch Temperatureinflüsse, nicht. Bei Freiburg ist Chydorus sphaericus sogar azyklisch, d. h. es haben sich immer nur parthenogenetische Weibchen, nie Männchen, befruchtete Weibchen und Dauereier gefunden.

Es hat sich nun gezeigt, daß durch äußere Faktoren, und zwar durch Temperatur (Kälte) und die eng mit ihr zusammenhängende Ernährungsintensität, sich das Auftreten der zwei geschlechtlichen Formen wenigstens bis zu einem gewissen Grad beeinflussen läßt. Die verschiedenen Arten, sogar Rassen der gleichen Art, verhalten sich in dieser Beziehung sehr verschieden. Stets läßt sich aber eine gewisse Veränderlichkeit der Fähigkeit bzw. Tendenz, zweierlei Geschlechtstiere hervorzubringen, feststellen. Nach den Untersuchungen von Woltereck, Scharffenberg und Papanikolau nimmt vom Frühjahr bis zum Herbst die Tendenz, zweierlei Ge-





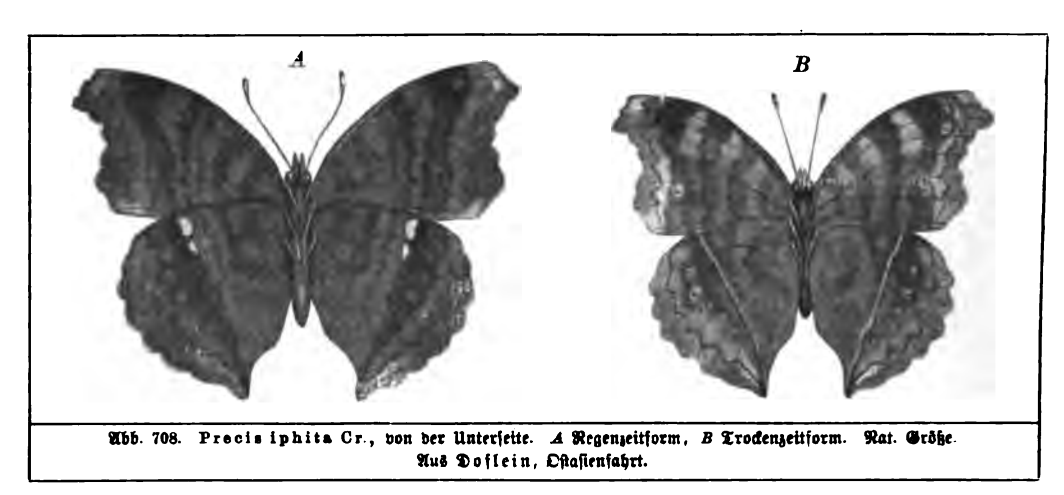


Abb. 708. Precis iphita Cr., von der Unterseite. *A* Regenzeitform, *B* Trockenzeitform. Nat. Größe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

große Stellen kurzhaarigen, blanken Felles schon hervorschauen. Ganz besonders auffällig ist Mauserung und Umhaarung bei jenen Tieren, von denen wir früher gehört haben, daß sie im Winter in Anpassung an die schneebedeckten Gefilde ein weißes Kleid anlegen, wie z. B. das Schneehuhn, der Polarfuchs, das Hermelin und der Schneehase. Auch bei diesem Vorgang spielt die Kälte bzw. Wärme als auslösender Reiz eine wichtige Rolle; aber auch hier sehen wir, wie früher in ähnlichen Fällen, daß eine Nachwirkung der früheren Schicksale von Art und Individuum in dem Umfärbungsvorgang sich bemerkbar macht. Die Umfärbung findet nämlich auch dann statt, wenn der Temperaturreiz ausbleibt. So hielt ich einmal in München eine Zeitlang einen Alpenhasen in Gefangenschaft, welcher auch im stets gleichmäßig warmen Stall im Herbst weiß, im Frühjahr wieder graubraun wurde. Es wird allerdings berichtet, daß bei länger dauernder Gefangenschaft die Periodizität des Haar- bzw. Federwechsels bei solchen Tieren sich verwischt, wie sie ja bei manchen domestizierten Tieren, z. B. bei Wollschafen und Phönixhahn, verloren gegangen sind.

Am klarsten ist man sich über die Einwirkung der Temperatur beim Studium gewisser Arthropoden, nämlich von Insekten und Krebsen, geworden. Einige unserer Schmetterlinge, welche in einem Jahr mehrere Generationen erzeugen, sind schon lange dadurch bekannt, daß sich bei ihnen die Frühjahrsgeneration von der Sommergeneration unterscheidet. Das bekannteste Beispiel ist das sogenannte Landkärtchen, Vanessa levana. Dieser kleine Schmetterling tritt bei uns im Frühjahr in einer gelbrot gefärbten Form auf, welche aus den Puppen, die überwintert haben, hervorgeht (Taf. XV, Abb. 1). Die Nachkommen dieser Frühjahrsgeneration, welche also während der Sommerwärme ihre Puppenruhe durchgemacht haben, sehen ganz anders aus. Sie sind viel dunkler, schwärzlich gefärbt, auch treten blaue Flecken auf ihren Flügeln deutlich hervor (Taf. XV, Abb. 3). Sie wiederum pflegen die Eltern der im nächsten Frühling zum Vorschein kommenden hellen Generationen zu sein. Man hielt diese Sommerform früher für eine besondere Art und hat ihr den Namen Vanessa prorsa gegeben. Schon seit langer Zeit weiß man aber durch Züchtungsexperimente, daß die beiden Generationen direkt voneinander abstammen. Man bezeichnet diese merkwürdige zyklische Entwicklung als Saisondimorphismus. In Europa gibt es eine ganze Anzahl von Schmetterlingen, welche diese Erscheinung zeigen. So wären unter den Tagschmetterlingen zahlreiche Pieriden, Satyriden und vor allem Lycäniden anzuführen. Lycaena polysperchon ist z. B. die Wintergeneration der Sommerform L. amyntas, Anthocharis belia diejenige von A. ausonia. Auch unter den Nachtfaltern (Heterocera) gibt es analoge Fälle; der Spanner



Zu Tafel XV: Saisondimorphismus bei Schmetterlingen.

1—3, 8—9 Sommer- und Winterformen einheimischer, *4—7* Trocken- und Regenzeitformen tropischer Arten.

1 Araschnia levana L.; *2* A. (ab.) prorima Ochs; *3* A. (gen. aest.) prorsa L., Formen des Landkärtchens. *4* Prioneris Watsoni, Trockenzeitform; P. thestylis, Regenzeitform der gleichen Art Darjeeling, Indien, beide von der Unterseite. *6* Precis octavia natalensis var. hib. sesamus Trim., Regenzeitform; *7* P. octavia natalensis Stgr., Trockenzeitform der gleichen Art, dargestellt von der Oberseite. *8* Selenia tetralunaria Hufn., Winterform; *9* Gen. aestiva Stgr., Sommerform der gleichen Art. — (Alles Originale nach der Natur.)



Abb. 708. Precis iphita Cr., von der ... A Regenzeitform, B Trockenzeitform. Nat. Größe. Aus ... Ostasienfahrt.

...e Stellen kurzhaarigen, blanken Felles schon hervorschauen. Ganz besonders auffällig ... Mauserung und Umhaarung bei jenen Tieren, von denen wir früher gehört haben, daß sie im Winter in Anpassung an die schneebedeckten Gefilde ein weißes Kleid anlegen, wie z. B. das Schneehuhn, der Polarfuchs, das Hermelin und der Schneehase. Auch bei diesem Vorgang spielt die Kälte bzw. Wärme als auslösender Reiz eine wichtige Rolle; aber auch hier sehen wir, wie früher in ähnlichen Fällen, daß eine Nachwirkung der früheren Schicksale von Art und Individuum in dem Umfärbungsvorgang sich bemerkbar macht. Die Umfärbung findet nämlich auch dann statt, wenn der Temperaturreiz ausbleibt. So hielt ich einmal in München eine Zeitlang einen Alpenhasen in Gefangenschaft, welcher auch im stets gleichmäßig warmen Stall im Herbst weiß, im Frühjahr wieder graubraun wurde. Es wird allerdings berichtet, daß bei länger dauernder Gefangenschaft die Periodizität des Haar- bzw. Federwechsels bei solchen Tieren sich verwischt, wie sie ja bei manchen domestizierten Tieren, z. B. bei Wollschafen und Phönixhühnern, verloren gegangen sind.

Am klarsten ist man sich über die Einwirkung der Temperatur beim Studium gewisser Arthropoden, nämlich von Insekten und Krebsen, geworden. Einige unserer Schmetterlinge, welche in einem Jahr mehrere Generationen erzeugen, sind schon lange dadurch bekannt, daß sich bei ihnen die Frühjahrsgeneration von der Sommergeneration unterscheidet. Das bekannteste Beispiel ist das sogenannte Landkärtchen, Vanessa levana. Dieser kleine Schmetterling tritt bei uns im Frühjahr in einer gelbrot gefärbten Form auf, welche aus den Puppen, die überwintert haben, hervorgeht (Taf. XV, Abb. 1). Die Nachkommen dieser Frühjahrsgeneration, ... während der Sommerwärme ihre Puppenruhe durchgemacht haben, sehen ganz ... aus. Sie sind viel dunkler, schwärzlich gefärbt, auch treten blaue Flecken auf ihren ... hervor (Taf. XV, Abb. 3). Sie wiederum pflegen die Eltern der im nächsten Frühling zum Vorschein kommenden hellen Generationen zu sein. Man hielt diese Sommerform früher für eine besondere Art und hat ihr den Namen Vanessa prorsa gegeben. Schon seit langer Zeit weiß man aber durch Züchtungsexperimente, daß die beiden Generationen direkt voneinander abstammen. Man bezeichnet diese merkwürdige zyklische Entwicklung als Saisondimorphismus. In Europa gibt es eine ganze Anzahl von Schmetterlingen, welche diese Erscheinung ... Schmetterlingen zahlreiche Pieriden, ... die Winter... ausonia.



Saisondimorphismus bei Schmetterlingen.

Selenia tetralunaria Hufn. (Taf. XV, Abb. 8) ist z. B. die Winterform von S. aestiva Stgr. (Taf. XV, Abb. 9).

Saisondimorphismus kommt auch bei vielen tropischen Schmetterlingen vor; in allen Teilen der Welt, deren tropisches Klima eine ausgesprochene Regenzeit aufweist, treten viele Schmetterlinge in einer Trocken- zeit- und einer Regenzeitform auf, welche oft voneinander sehr verschieden sein können. Ein Blick auf die Tafel XV zeigt uns die großen Kontraste im Aussehen beider Generationen, welche besonders bei den afrikanischen Arten der Gattung Precis sehr auffallend sind (Taf. XV, Abb. 6 u. 7). Da kann die sehr unscheinbare Regenzeitform einen strahlend roten oder blauen Schmetterling in der nächsten Generation aus sich hervorgehen lassen. Bei den Arten der Gattung Prioneris ist in den beiden Generationen die Ausdehnung der schwarzen Farbe und der Ton des Gelb auf der Unterseite sehr verschieden (Taf. XV, Abb. 4 u. 5). Bei anderen Formen sind die Unterschiede der Generationen geringer, erstrecken sich nur auf die Größe der Individuen oder die Intensität der Färbung.

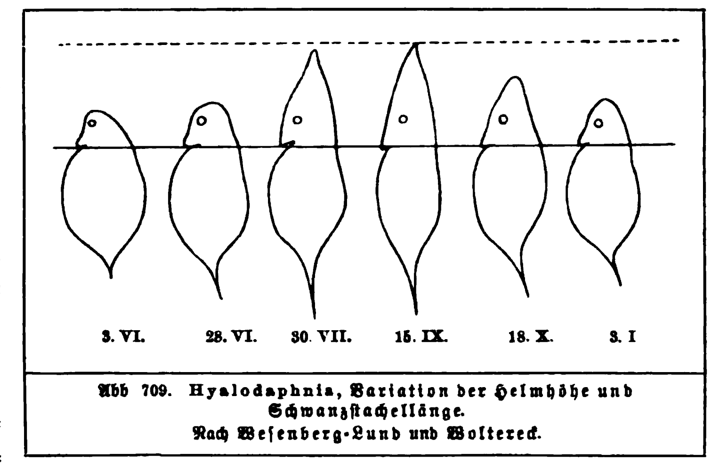


Abb 709. Hyalodaphnia, Variation der Helmhöhe und Schwanzstachellänge. Nach Wesenberg-Lund und Woltereck.

Ein ähnlicher Saisondimorphismus findet sich auch bei vielen Wassertieren, und zwar ist er besonders bei Cladoceren, ferner auch bei Rädertierchen und einigen Protozoen beobachtet worden. Alle die hier in Betracht kommenden Tiere sind Planktonorganismen, und zwar meist solche des Süßwassers. Der Dimorphismus betrifft bei ihnen nicht die Farbe, sondern die Form und Größe der Individuen. Man hat feststellen können, daß bei vielen dieser Planktonorganismen die bei höherer Wassertemperatur, also im Sommer, entstehenden Individuen an ihrem Körper Fortsätze tragen können, welche bei den Kälteformen fehlen oder doch schwächer ausgebildet sind, und umgekehrt, überhaupt daß Dimensionen, Verhältnisse und Umrisse des Körpers bei ihnen von den Individuen der kalten Jahreszeit erheblich unterschieden sein können. Abb. 710 zeigt uns auf Grund der Forschungen von Lauterborn solche „Temporalvariation" bei dem Rädertier Anuraea cochlearis aus dem Rheingebiet. Die Abbildung erläutert uns am besten die Veränderungen; die Dimensionen des Panzers sind umgekehrt proportional der Höhe der Wassertemperatur. Wintertiere haben besonders lange Dornen, Sommertiere kurze; letzteren fehlt vielfach der Hinterdorn. Bei Daphniden erstreckt sich die Variation vor allem auf die Helmhöhe (Abb. 709) oder die Gesamtgröße der Individuen. Über diese Erscheinungen haben Wesenberg-Lund, Lauterborn, Ostwald, Woltereck zahlreiche interessante Untersuchungen angestellt. Aus ihnen geht hervor, daß bei der Entstehung der Temporalvariationen jedenfalls die Temperatur eine wichtige Rolle spielt, ebenso die Ernährung, welche ja von der Temperatur abhängig ist.

Zahlreiche Experimente sind im Lauf der Zeit angestellt worden, um das Problem zu lösen, ob es die Temperatur selbst ist, welche diese verschiedenen Erscheinungen des Dimorphismus direkt bedingt. Es gibt eine ganze Reihe von Beobachtungen, welche von vorn herein für diese Annahme zu sprechen schienen. So hatte man z. B. festgestellt, daß an Orten

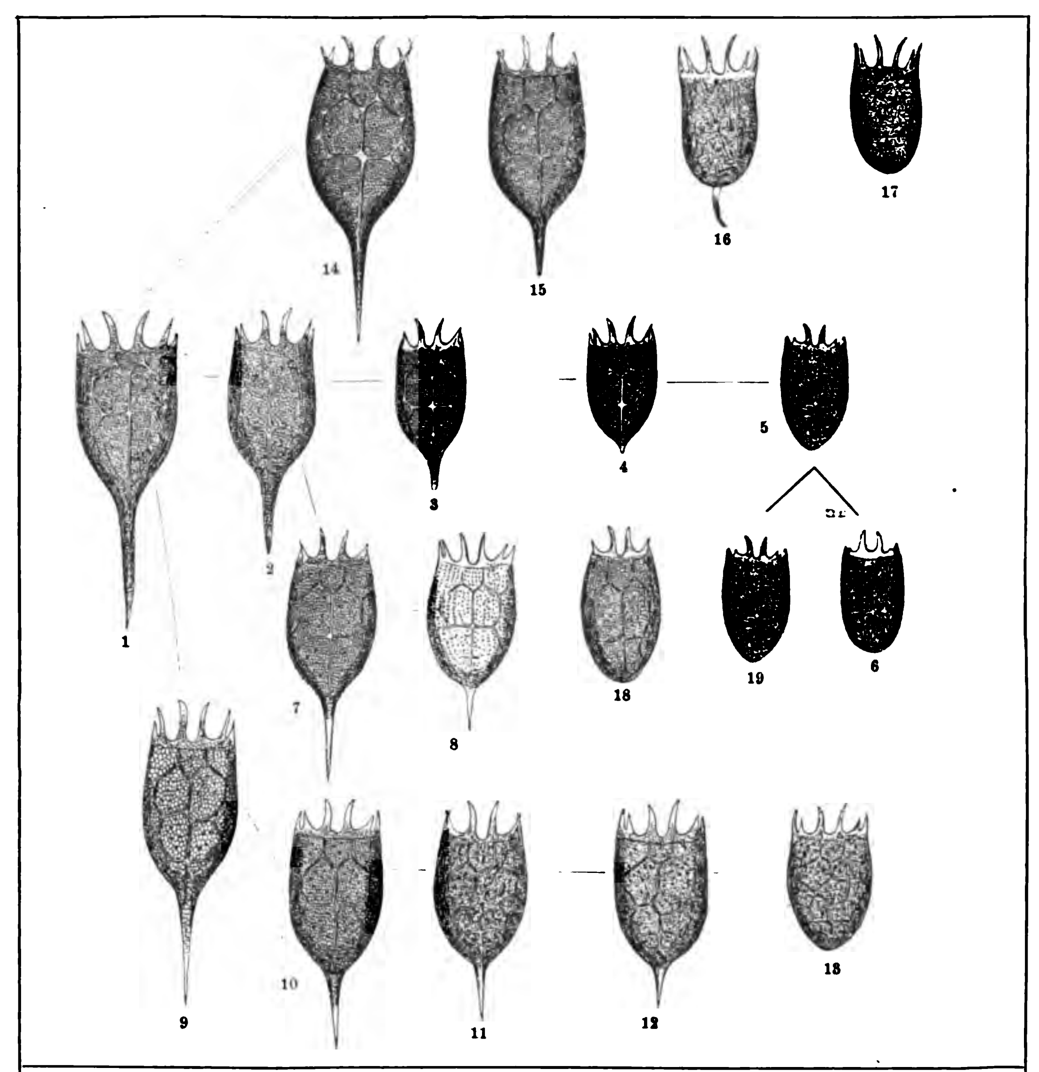


Abb. 710. Typen aus dem Formenkreis von Anuraea cochlearis.
1—6 Tecta-Reihe· 1 var. macracantha mit sehr langem Hinterdorn, 2, 3 der typischen Form mehr oder weniger nahestehende Formen; 4 forma micracantha mit sehr kurzem Hinterdorn; 5, 6 var. tecta. Der Hinterdorn ist verschwunden, die Vorderdornen sind sehr kurz, in Abb. 6 am distalen Ende abgerundet.
7—8 Hispida-Reihe. 7 forma pustulata, die einen Übergang zur ausgebildeten var. hispida bildet; 8 var. hispida. Der ganze Panzer mit einem dichten Dörnchenbesatz überzogen.
9—13 Irregularis-Reihe. 9, 10 forma connectens, den Übergang zu var. macracantha vermittelnd; 11 forma angulifera; 12 var. irregularis; 13 forma ecaudata ohne Hinterdorn. 14—15 Robusta-Gruppe.
16—17 var. leptacantha. 16 Form mit scharf abgegliedertem Hinterdorn; 17 Form ohne Hinterdorn (forma ecaudata); die Grenzen der Panzerplatten fast völlig verschwunden.
18 var. tecta forma maior. 19 var. tecta forma punctata. Nach Lauterborn. Aus Steuer, Planktonkunde.

mit extremer Temperatur, besonders dann, wenn die Feuchtigkeitsverhältnisse und die Lichtwirkung in eigenartiger Weise mit jener kombiniert waren, an den Tieren sich gewisse Abänderungen feststellen ließen. Diese Abänderungen betrafen insbesondere die Farbe der Tiere. So gibt es an Orten von extremer Temperatur, z. B. in hohen Gebirgen, in Moorgegenden usw., häufig schwärzlich oder sonstwie dunkel gefärbte Varietäten von Arten, welche in jenem Gebiet verbreitet sind. In den Alpen z. B. kommen einige Schmetterlingsarten, welche in der Ebene hell gefärbt sind, in dunklen, sogenannten melanistischen Varietäten vor.

Ebenso sind die schwarzen Varietäten unserer Schlangen, besonders der Ringelnatter und Kreuzotter, hauptsächlich im Gebirge und in Moorgegenden gefunden worden. Auch in besonders kalten Jahren hat man ein häufigeres Vorkommen von melanistischen Varietäten im ganzen Verbreitungsgebiet der betreffenden Arten festgestellt.

Melanismus scheint nun nicht nur durch besonders tiefe, sondern auch durch extrem hohe Temperaturen verursacht zu werden. In sehr heißen Sommern ist ebenfalls ein häufigeres Vorkommen desselben konstatiert worden. Im Gebiete des Mittelmeeres findet man auf einer größeren Anzahl von kleinen Felseninseln, die gleichzeitig der Wirkung der Brandung, sehr starkem Licht und hohen Temperaturen ausgesetzt sind, auffallende schwarze Varietäten von Eidechsen. Am bekanntesten ist die auf der Oberseite kohlschwarze Varietät der Mauereidechse, welche auf der Figarolaklippe bei Capri vorkommt.

Die experimentelle Forschung hat eine Bestätigung der in den vorstehenden Abschnitten angedeuteten Annahme gebracht. Beebe hat neuerdings südamerikanische Vögel der Gattung Scardafella in feuchter und heißer Luft gehalten und dadurch eine solche Veränderung ihres Gefieders erhalten, daß z. B. S. inca nach der ersten Mauser zu S. dialeucos, nach der zweiten zu S. ridgewayi wurde, die man bis dahin für wohlunterschiedene Arten hielt. Im weiteren Verlauf der Versuche traten ganz neue, in freier Natur unbekannte Färbungen auf. Schon Dorfmeister und Weismann hatten nachgewiesen, daß die Winter- und Sommergenerationen unserer einheimischen Schmetterlinge durch Temperatureinflüsse erzeugt sind. Setzt man eine Puppe von Vanessa levana während ihrer Ruhe einer tiefen Temperatur aus, so schlüpft aus ihr nicht, wie in der freien Natur, ein Exemplar der Sommerform aus, sondern ein Exemplar, welches durchaus der Winterform zuzurechnen ist. Je nach dem Grad der Kälte und der Dauer ihrer Einwirkung können auch alle möglichen Übergangsformen zwischen typischen Vanessa levana und Vanessa prorsa hervorgebracht werden. Manche dieser Varietäten waren in freier Natur niemals beobachtet worden; eine von ihnen aber war schon bekannt und unter dem Namen Vanessa prorima (Taf. XV, Abb. 3) beschrieben worden. Wird die Winterpuppe hohen Temperaturen ausgesetzt, so entwickelt sich auch aus ihr die Sommerform des Schmetterlings. Entsprechende Experimente ergaben für andere saisondimorphe Schmetterlinge ganz analoge Ergebnisse.

Ja, es zeigte sich im Verlauf solcher Versuche, vor allem von Standfuß, sogar, daß alle möglichen Schmetterlingsarten, die in der Natur keinen Dimorphismus aufweisen, durch Einwirkung von Kälte stark verändert werden können. Zum Teil werden sie so abgeändert, daß von z. B. bei uns lebenden Schmetterlingen nördliche oder südliche Typen gebildet werden, welche in unseren kälteren oder wärmeren Nachbarländern als Vertreter der betreffenden Schmetterlingsart vorkommen. Hie und da entstehen bei diesen Versuchen Formen, die in der Natur nur in seltenen Einzelfällen gefunden werden, und welche man daher als Aberrationen zu bezeichnen gewohnt war. Und wie wir das vorhin für Vanessa levana schon kennen gelernt haben, so wurden auch bei diesen Experimenten zahlreiche Formen erzielt, welche in der freien Natur überhaupt noch nicht beobachtet worden waren. Besonders geeignete Objekte für diese Versuche sind die Schmetterlinge aus der Gattung Vanessa, also unser großer und kleiner Fuchs, Distelfalter, Trauermantel und Admiral sowie auch die Bärenspinner. Die Abbildungen der Tafel XVI geben einige Beispiele von solchen durch Temperaturwirkung erzielten Abänderungen. So sehen wir z. B. in Abb. 1 bis 3 verschiedene Formen des Trauermantels, welche durch Wärme (Abb. 1) und durch Kälte (Abb. 2 u. 3) herbeigeführt worden sind. Durch den Einfluß der Wärme wird die atlasglänzende braune Grundfarbe der Oberseite des Trauermantels trüb und staubig, in manchen Fällen

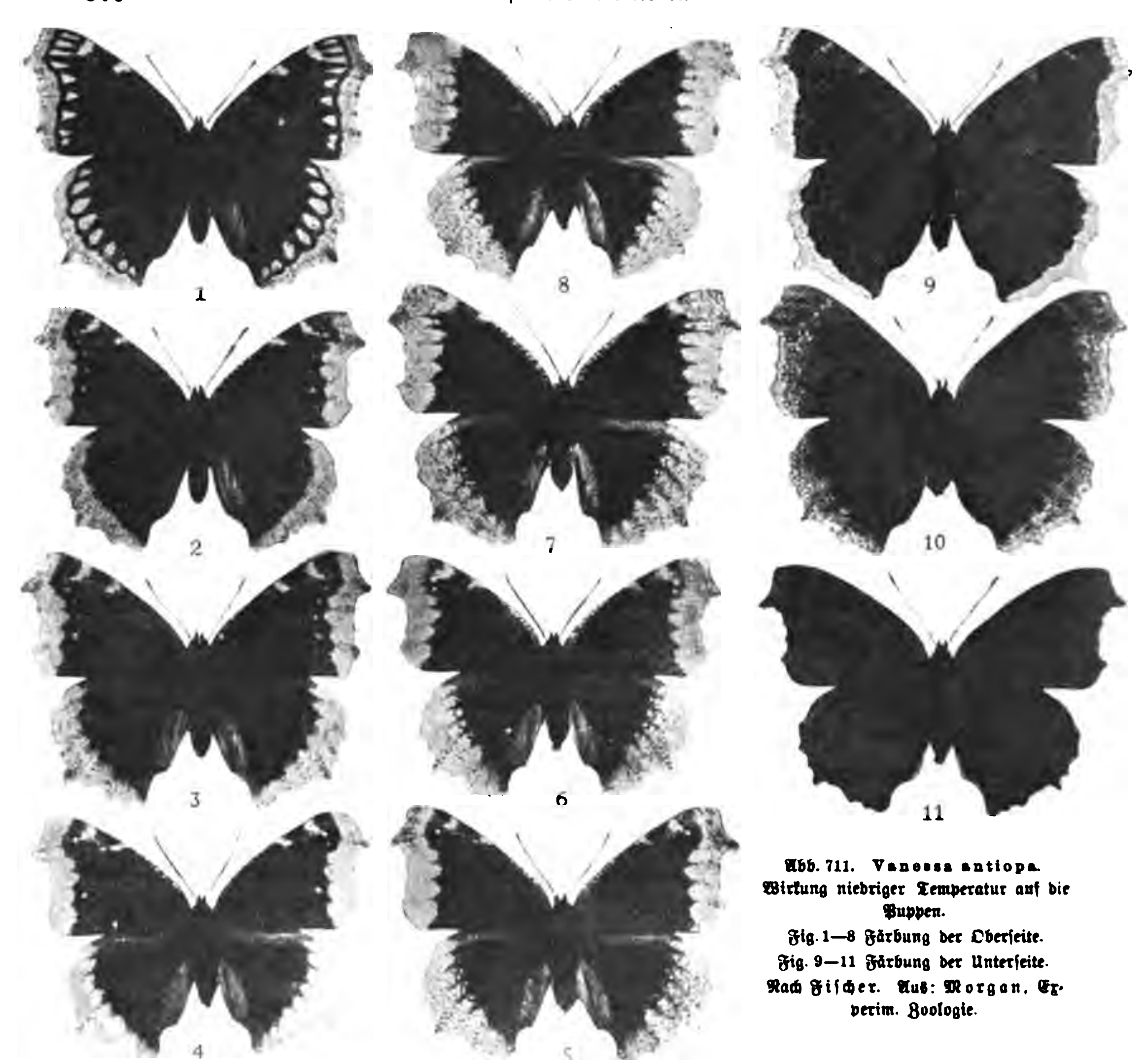


Abb. 711. Vanessa antiopa. Wirkung niedriger Temperatur auf die Puppen. Fig. 1—8 Färbung der Oberseite. Fig. 9—11 Färbung der Unterseite. Nach Fischer. Aus: Morgan, Experim. Zoologie.

durch Zunahme des schwarzen Pigments fast schwarz. Die für den Schmetterling so charakteristischen blauen Randflecken sind auf die Hälfte ihrer normalen Größe zurückgegangen und sind fast violett gefärbt. Der gelbe Flügelrand ist von schwarzbraunem Pigment vollkommen überstäubt. In Abb. 3 der Tafel XVI ist ein durch Kältewirkung abgeändertes Exemplar der gleichen Art dargestellt. Es zeigt gewisse Ähnlichkeiten mit dem daneben in Abb. 4 dargestellten Exemplar des großen Fuchs (V. polychloros), dessen Puppe ebenfalls der Wirkung von Kälte ausgesetzt gewesen war. Abb. 5 zeigt die Wärmewirkung, Abb. 6 die Kältewirkung auf den Distelfalter (V. cardui) und schließlich Abb. 7 und 8 die entsprechenden Erscheinungen bei dem Admiral (V. atalanta). Überblicken wir die sämtlichen Bilder, so zeigt sich im allgemeinen, daß durch Wärmewirkung die Farben heller und glänzender werden als beim normalen Schmetterling; das Schwarz, aber auch die blauen Flecken gehen im allgemeinen zurück, Rot und Gelb werden intensiver. Kältewirkung dagegen trübt durch stärkere Entwicklung des schwarzen Pigmentes die ganze Farbenwirkung der Schmetterlingsflügel; schwarze Bänder werden ausgesprochener, manche Elemente der Fleckung und Zeichnung treten deutlicher hervor.

Die Wärmewirkungen wurden dadurch erzielt, daß die Puppen zuerst drei bis sechs Tage bei einer Temperatur von 36—37° C, dann drei bis sechs Tage bei normaler Temperatur, d. h. bei 20—24° C gehalten wurden. Die Kälteformen wurden dadurch erzeugt, daß die Puppen gleich nach der Verpuppung einige Tage im Eiskasten, dann bis zum Ausschlüpfen bei Zimmertemperatur gehalten wurden. Die im Eiskasten einwirkenden Kältegrade betrugen kaum einige Grad unter Null.

Bei diesen Experimenten traten vielfach aus der Natur als Aberrationen oder als Vertreter in bestimmten Gegenden bekannte Formen hervor. So ähnelt die auf Tafel XVI Abb. 7 dargestellte Wärmeform von V. atalanta einer Varietät der kanarischen Inseln. Wendet man dagegen größere Kältegrade und eine etwas abweichende Versuchsanordnung an, wie das Fischer in der Verfolgung der zuerst von Standfuß ausgeführten Experimente getan hat, so erhält man Formen, welche sich von dem Normaltypus sehr weit entfernen. Wie die Abb. 711 zeigt, ließ sich dadurch, daß die Puppen von Vanessa antiopa, dem Trauermantel, in Intervallen immer wieder einer tiefen Temperatur von — 3 bis — 8° ausgesetzt wurden, eine ganze Menge von Formen erzielen, welche zum Teil sehr stark von der Ausgangsform abwichen. Auch auf der Unterseite zeigten sich bei diesen Tieren die gleichen Abänderungen, die auf eine immer größere Ausbreitung des schwarzen Pigments hinausliefen. Auf der Oberseite verschwanden bei vielen Exemplaren die blauen Flecken; bei solchen Individuen gewann der gelbe Rand vielfach eine beträchtliche Ausdehnung wenn er auch stets durch einen zarten Schleier von schwarzem Pigment verdüstert erschien. Wie Abb. 711, 9—11 zeigt, kann der gelbe Rand auch auf der Unterseite sich verbreitern, wird aber auch dann mit dunklem Pigment bestäubt, ja er kann sogar, wie Abb. 711, 11 zeigt, vollkommen verschwinden, so daß die Unterseite eines Schmetterlings ganz schwarz ist, während das gleiche Tier, dargestellt in Abb. 711, 8, die größte Ausdehnung des gelben Randes auf der Oberseite aufweist.

Ähnliche Versuche führten mit gleichen Resultaten Merrifield und jahrelang auch Weismann aus. Ein besonders interessantes Ergebnis der Versuche von Fischer war, daß extreme Kälte und extreme Wärme die gleichen Resultate ergab, d. h. in beiden Fällen entstanden in der Mehrzahl der Versuche sehr melanistische Schmetterlinge.

Aus all diesen Experimenten ergibt sich, daß die Temperatur tatsächlich bei den Schmetterlingen starke Veränderungen herbeiführen kann. Die Resultate stimmen gut mit den Beobachtungen in der freien Natur überein. Im allgemeinen führt eine nicht zu starke Erhöhung der Temperatur die Bildung hellerer Schmetterlinge herbei, während die Kälte die Tiere verdunkelt. So kann man sogar durch Wärme die Farben des Weibchens von Parnassius apollo in die des Männchens umwandeln; auch die weißliche Flügelfarbe des Weibchens von Gonopteryx rhamni wird durch höhere Temperatur in das starke Zitronengelb des Männchens übergeführt. Demgegenüber ist aber, wie wir schon erwähnten, Vanessa levana, die Frühjahrsgeneration, von hellerem Färbungscharakter als Vanessa prorsa, die Sommerform. Temperatureinwirkung auf die Raupen hatte viel geringere Veränderungen der Schmetterlinge zur Folge. Da bei hoher Temperatur die Raupen sich viel früher verpuppen, fressen sie weniger; die auskriechenden Schmetterlinge werden also beträchtlich kleiner. Immerhin haben sich auch einige Abänderungen in der Gestalt und der Färbung der Flügel gezeigt.

Das wichtigste Ergebnis der Temperaturversuche an Schmetterlingen war jedoch die Feststellung, daß die durch Kältewirkung abgeänderten Formen, wenn sie zur Fortpflanzung gelangen, imstande sind, ihre neu erworbenen Eigenschaften scheinbar durch Vererbung auf

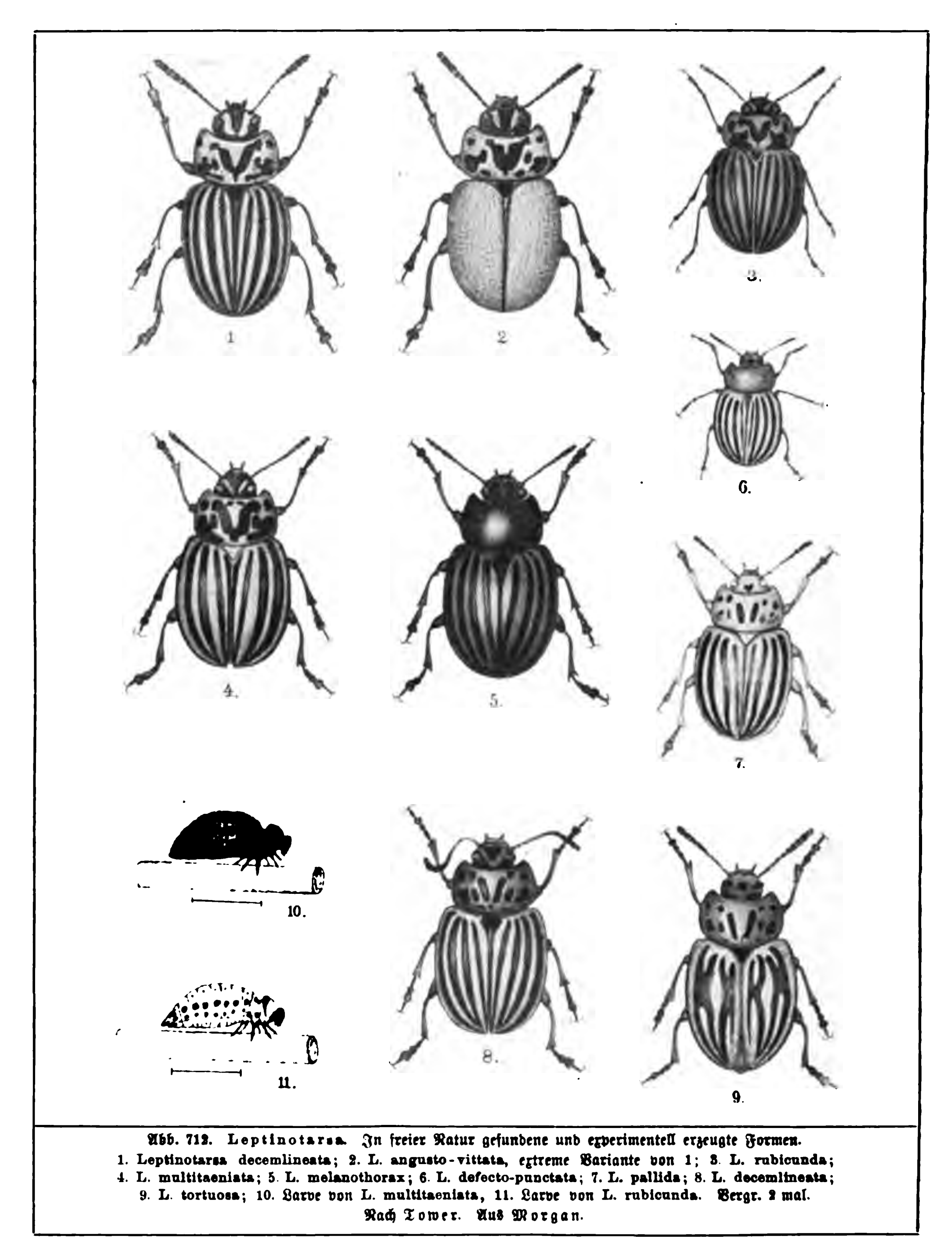


Abb. 712. Leptinotarsa. In freier Natur gefundene und experimentell erzeugte Formen.
1. Leptinotarsa decemlineata; 2. L. angusto-vittata, extreme Variante von 1; 3. L. rubicunda; 4. L. multitaeniata; 5. L. melanothorax; 6. L. defecto-punctata; 7. L. pallida; 8. L. decemlineata; 9. L. tortuosa; 10. Larve von L. multitaeniata, 11. Larve von L. rubicunda. Vergr. 2 mal.
Nach Tower. Aus Morgan.

ihre Nachkommen zu übertragen. Schon Standfuß und nach ihm Weismann erhielten als Nachkommen von Exemplaren des kleinen Fuchs (Vanessa urticae), die durch Kälteeinwirkung abgeändert gewesen waren, Schmetterlinge, welche allerdings in abgeschwächtem Maße die neuen Eigenschaften ihrer Eltern zeigten. Und dies war der Fall, obwohl die junge Generation im Puppenstadium keine Kältewirkungen erfahren hatte, sondern unter normalen



Wärme- und Kältewirkungen auf das Puppenstadium.

sie bei ihren Eltern stattgefunden hatten. Es zeigt sich aus diesen Versuchen, daß tatsächlich durch Einwirkung von Temperatur und Feuchtigkeit Abänderungen hervorgerufen werden können, die, wenn sie auch auf die Keimzellen der Tiere eingewirkt hatten, vererbt werden. Wesentlich scheint in allen Fällen, daß die Einwirkung in einer bestimmten Entwicklungsperiode erfolgt, welche man als die „sensible Periode" bezeichnet, und welche oft nur sehr kurz ist.

Erbliche Wirkungen von Temperatur und Feuchtigkeit haben sich nun neuerdings in einer weiteren Reihe von Fällen angeblich nachweisen lassen. So will Kammerer die Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans), deren Brutpflegeform wir früher (S. 629) kennen gelernt haben, dazu gebracht haben, ihre Entwicklung in einer vom normalen Typus abweichenden Form durchzuführen. Durch erhöhte Temperatur (25—30° C) wurden die Kröten veranlaßt, sich dauernd im Wasser aufzuhalten, wo sie sich auch begatteten und ihre Eier ablegten. Deren Gallerte quoll dann auf, die Eier schwammen im Wasser; das Männchen konnte sie nicht um seine Beine schlingen und mit sich an Land schleppen. Aus einzelnen der Eier in diesen Eischnüren entwickelten sich einige Larven; deren werden es mehr, wenn die Kröten sich an das Leben und Laichen im Wasser gewöhnt haben. Überhaupt die Zahl der Eier ist größer geworden, dabei sind sie kleiner und dotterärmer, nicht mehr gelb, sondern schwarz gefärbt. Aus ihnen kriechen Larven aus, die auf einem jüngeren Stadium stehen als unter normalen Verhältnissen. Sie haben noch äußere Kiemen, ein Paar wie es für Alytes charakteristisch ist, während die Normallarven beim Ausschlüpfen schon die inneren Kiemen haben. Schon in der nächsten Generation zeigte sich die Vererbung dieser neuen Eigenschaft, indem die jungen Kröten in ihrer ersten Eierlegeperiode das Wasser aufsuchten und dort ihre zahlreichen, kleinen, dunklen Eier in Schnüren ablegten, ohne sich weiter um sie zu kümmern. In späteren Generationen wurden die Eier noch kleiner, dunkler und hatten dickere Gallerthüllen. Die Larven wurden dunkler, hatten kleineren oder gar keinen Dottersack, und ihre Kiemen waren kürzer, gröber gebaut und in der fünften Generation waren sie gar als äußere Kiemen an allen drei Kiemenbögen entstanden. Die Männchen dieser späteren Generationen bildeten Brunstschwielen aus, hatten stärkere Armmuskeln und eine einwärts gedrehte Haltung der Arme, was alles ihnen erlaubte, unter den erschwerten Verhältnissen im Wasser die Weibchen so festzuhalten, wie es bei den wasserlaichenden Batrachiern üblich ist.

Nicht weniger merkwürdig sind die Abänderungen, welche durch erhöhte Temperatur unter weitgehender Entziehung des Wassers und unter Lichtabschluß von Kammerer bei der gleichen Kröte erzielt wurden. Er erhielt dann riesige Eier, aus denen nicht mehr Kaulquappen, sondern junge Frösche mit Hinterbeinen auskrochen. Aus ihnen entstehen Zwergindividuen, welche wenige, sehr große und sehr dotterreiche Eier produzieren. Bei fortgesetzter Einwirkung der experimentellen Bedingungen krochen auch aus diesen Larven mit Hinterbeinen aus; hatte man die Tiere wieder in normale Verhältnisse versetzt, so war doch noch eine Nachwirkung zu erkennen, indem die Larven wenigstens stummelförmige Hinterbeine besaßen. Diese Versuche werfen ein interessantes Licht auf die verschiedenen Brutpflegevorgänge, die wir S. 628 bei Fröschen der Tropen kennen gelernt haben.

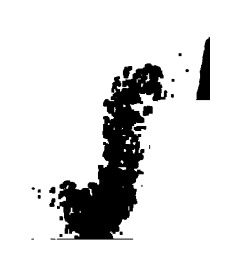
Ebenso wichtig sind die Untersuchungen Kammerers über die Beeinflussung der Fortpflanzungsverhältnisse bei unsern beiden Salamanderarten (vgl. S. 638) durch Temperaturbedingungen.

Wir haben S. 633 die Fortpflanzung des gefleckten und des Alpensalamanders schon kennen gelernt und die Beziehung zu den Lebensverhältnissen der beiden Arten dargelegt. Beide Arten greifen gegenseitig in ihr Verbreitungsgebiet über. Der Einfluß der Tempe-

auf das Puppenstadium.

Zu Tafel XVI: Wärme- und Kältewirkungen auf das Puppenstadium.

Vanessa antiopa: Fig. 1 Wärmewirkung. Fig. 2 und 3 Kältewirkung. Vanessa cardui: Fig. 5 Wärmewirkung; Fig. 6 Kältewirkung. Vanessa atalanta: Fig. 7 Wärmewirkung; Fig. 8 Kältewirkung. Fig. 4: Vanessa polychloros, Aberration dixeyi, Kältewirkung. (Nach Standfuß.)



sie bei ihren Eltern stattgefunden hatten. Es zeigt sich aus diesen Versuchen, daß tat[illegible] durch Einwirkung von Temperatur und Feuchtigkeit Abänderungen hervorgerufen wer[illegible] können, die, wenn sie auch auf die Keimzellen der Tiere eingewirkt hatten, vererbt [illegible] Wesentlich scheint in allen Fällen, daß die Einwirkung in einer bestimmten Entwicklungsper[illegible] erfolgt, welche man als die „sensible Periode" bezeichnet, und welche oft nur sehr kurz [illegible]

Erbliche Wirkungen von Temperatur und Feuchtigkeit haben sich nun neuerdings [illegible] einer weiteren Reihe von Fällen angeblich nachweisen lassen. So will Kammerer die [illegible]burtshelferkröte (Alytes obstetricans), deren Brutpflegeform wir früher (S. 629) ken[illegible] gelernt haben, dazu gebracht haben, ihre Entwicklung in einer vom normalen Typus [illegible] weichenden Form durchzumachen. Durch erhöhte Temperatur (25—30° C) wurden die Kröte[illegible] veranlaßt, sich dauernd im Wasser aufzuhalten, wo sie sich auch begatteten und ihre Eier ablegten. Deren Gallerthülle [illegible] dann auf, die Eier schwammen im Wasser; das Männchen konnte sie nicht um [illegible] schlingen und mit sich an Land schleppen. Aus einzelnen der Eier in diesen [illegible] entwickelten sich einige Larven; deren werden es mehr, wenn die Kröten sich an das [illegible] Laichen im Wasser gewöhnt haben. Überhaupt die Zahl der Eier ist größer [illegible] dabei sind sie kleiner und dotterärmer, nicht mehr gelb, [illegible]dern schwarz gefärbt. [illegible] kriechen Larven aus, die auf einem jüngeren Stadi[illegible] stehen als unter normalen Verhältnissen. Sie haben noch äußere Kiemen, ein Paar [illegible] es nur Alytes [illegible] während die Normallarven beim Ausschlüpfen schon [illegible] inneren Kiemen [illegible] in der nächsten Generation zeigte sich die Vererbung dieser neuen Eigenschaft [illegible] die jungen Kröten in ihrer ersten Eierlegeperiode das Wasser aufsuchten und dort [illegible] kleinen, dunklen Eier in Schnüren ablegten, ohne sich weiter um sie zu kümmern. [illegible] späteren Generationen wurden die Eier noch kleiner, dunkler und hatten dicken Gallerthüllen. Die Larven wurden dunkler, hatten kleinen oder gar keinen Dottersack, und ihre Kiemen waren kürzer, gröber gebaut und in [illegible] fünften Generation waren sie gar als äußere Kiemen an allen drei Kiemenbögen entsta[illegible] Die Männchen dieser späteren Generationen bildeten Brunstschwielen aus, hatten stä[illegible] Armmuskeln und eine [illegible] gedrehte Haltung der Arme, was alles ihnen erla[illegible] unter den erschwerten Verhältnissen im Wasser die Weibchen so festzuhalten, wie es be[illegible] wasserlaichenden Batrachiern üblich ist.

Nicht weniger merkwürdig sind die Abänderungen, welche durch erhöhte Tempera[illegible] unter weitgehender Entziehung des Wassers und unter Lichtabschluß von Kammerer bei [illegible] gleichen Kröte erzielt wurden. Er erhielt dann riesige Eier, aus denen nicht mehr Kau[illegible]quappen, sondern junge [illegible] mit Hinterbeinen auskrochen. Aus ihnen entstehen Zw[illegible]individuen, welche wenige sehr große und sehr dotterreiche Eier produzieren. Bei [illegible]gesetzter Einwirkung der experimentellen Bedingungen krochen auch aus diesen Larven [illegible] Hinterbeinen aus; hatte man die Tiere wieder in normale Verhältnisse versetzt, so [illegible] doch noch eine Nachwirkung zu erkennen, indem die Larven wenigstens stummelförm[illegible] Hinterbeine besaßen. Diese Versuche werfen ein interessantes Licht auf die verschiedene[illegible] Brutpflegevorgänge, die wir S. 628 bei Fröschen der Tropen kennen gelernt haben.

Ebenso wichtig sind die Untersuchungen Kammerers über die Beeinflussung der Fortpflanzungsverhältnisse bei unseren beiden Salamandern (S. 633) durch Temperaturbedingungen.

Wir haben S. 633 die Fortpflanzung des gefleckten und des Alpensalamanders [illegible]kennen gelernt und die Beziehung zu den Lebensverhältnissen der beiden Arten darge[illegible] Beide Arten greifen gegenseitig in ihr Verbreitungsgebiet über. Der Einfluß der Te[illegible]



Wärme- und Kältewirkungen auf das Puppenstadium.

ratur äußert sich dann in der Weise, daß der Feuersalamander in hochgelegenen kalten Gebieten weniger Nachkommen als gewöhnlich produziert und sie auf einem späteren Entwicklungsstadium absetzt. Alpensalamander bilden dagegen im wärmeren Klima des Tieflands bis zu vier Larven, die auf relativ frühen Entwicklungsstadien zur Welt kommen. Kammerer hat nun durch Nachahmung der extremen natürlichen Bedingungen entsprechende Resultate erreicht. Bei Wasserentziehung und Kälte entwickelten in seinen Experimenten gefleckte Salamander immer weniger, schließlich nur mehr zwei Junge, die als fertige Landsalamander geboren wurden und sich von dem Nahrungsbrei ernährt hatten, den der Zerfall der übrigen Eier geliefert hatte. Alpensalamander wurden durch entgegengesetzte Einflüsse zur Produktion zahlreicher (bis zu neun) frühgeborener Larven gezwungen.

Auch hier trat in der nachfolgenden Generation ein deutlicher Einfluß der erzwungenen Abänderung zutage. Die Alpensalamander gebaren von selbst kiementragende, flachschwänzige Wasserlarven, während die Jungen der Feuersalamander in ungewöhnlich vorgeschrittenen Stadien, einmal sogar als kiemenlose, rundschwänzige, echte Landmolche zur Welt kamen.

Alle diese Experimente zeigen uns eine sehr weitgehende Abhängigkeit der Tierformen von der Temperatur, welche uns erlaubt, manche Anpassungen der Tiere als von ihr direkt bedingt anzusehen.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß bei manchen Tieren ein zwangsmäßiges Aufsuchen von Regionen mit bestimmter Temperatur gefunden worden ist. Ein solcher sog. **Thermotropismus** ist nur bei niederen Tieren, bei Amöben, Paramäcien usw. bisher nachgewiesen worden. Genauer analysiert sind die Erscheinungen bisher noch nicht. Jedenfalls dürfen wir aber mit ihnen gewisse Beobachtungen in Zusammenhang bringen, z. B. das massenhafte Eindringen von Fliegen im Herbst in Zimmer und Ställe, das Aufsuchen von warmen Verstecken durch Wespen- und Hummelweibchen, vielleicht auch gewisse Wanderungsvorgänge bei Tieren (vgl. S. 554).

Temperatureinflüsse machen sich nach den Untersuchungen von R. Hertwig und seinen Schülern in ausgesprochener Weise an den tierischen Zellen bemerkbar, indem sie das Mengenverhältnis von Kernsubstanz und Protoplasma, die sog. Kernplasmarelation, verändern. Mit diesen Veränderungen werden die ebenfalls von Hertwig und seiner Schule, aber auch von Nußbaum u. a. entdeckten Beeinflussungen der Vermehrungsweise der Organismen in Zusammenhang gebracht. Temperatur und die offenbar von ihr stark beeinflußte Ernährung bzw. Stoffwechselintensität hat einen deutlichen Einfluß auf das Auftreten geschlechtlicher Vorgänge bei gewöhnlich ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Tieren, z. B. bei den Süßwasserpolypen (Hydra viridis und fusca), bei dem Sonnentierchen Actinosphaerium und Infusorien. Ja, es sind sogar Versuche gemacht worden, aus denen ein Einfluß der Temperatur auf die Bestimmung des Geschlechtes hervorgeht. Während eine bei der Durchschnittstemperatur von 19° C gezüchtete Normalkultur des Borstenwurms Dinophilus nach v. Malsen Männcheneier und Weibcheneier im Verhältnis von 1 : 2,4 hervorbrachte, stieg das Verhältnis bei 13° C auf 1 : 3,5, sank es bei 26° C auf 1 : 1,7. Hunger hatte übrigens bei Normaltemperatur dieselbe Wirkung wie erhöhte Temperatur bei normaler Ernährung. Nach Hertwig, Kuschakewitsch und Witschi läßt sich die eigentümliche undifferenzierte Anlage des Geschlechtsorganes der Frösche bei gewissen Rassen noch in späten Stadien durch Temperatureinflüsse in eine bestimmte Entwicklungsrichtung zwingen. Es sind verschiedene Temperaturgrade und ein Wechsel zwischen solchen, die bei den einzelnen Rassen das Entstehen von Männchen und Weibchen begünstigen.



Abb. 713. Bathynomus doederleini Ortm. Tiefsee-Riesenassel. Nat. Länge 15 cm. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Vielleicht beruht es auf diesen gesetzmäßigen Einwirkungen auf die Zellen, daß in kalten Gegenden der Erde in den verschiedensten Tiergruppen Riesenwuchs vorkommt. Das zeigt sich oft an Unterschieden der Exemplare der gleichen Tierart: Die Hydroidpolypen der Gattung Tubularia sind in Norwegen sehr viel größer als in den Tropen, der Ringelwurm Onuphis tubicola ist in der Antarktis sehr viel dicker und hat viel beträchtlichere Segmentzahlen als im Nordatlantik. Die Foraminifere Miliolina tricarinata wurde von Schaudinn bei Spitzbergen in Exemplaren von 5 mm Länge erbeutet, während sie im Mittelmeer selten über 1 mm Länge erreicht In den arktischen Meeren finden sich Riesenmedusen (z. B. Desmonema mit Fangfäden von 7 m Länge), Riesenringelwürmer (z. B. Trypanosyllis gigantea, Laetmonice producta), riesige Ascidien. Die Tiefsee ist, wie ich selbst während meiner japanischen Expedition bestätigen konnte, reich an großwüchsigen Vertretern aus sehr verschiedenen Gruppen. So kommen da die größten Radiolarien und Foraminiferen, Aktinien und Hydroiden (z. B. der bis zu 1 m lange Monocaulus imperator), Pfeilwürmer und Appendikularien, vor allem auch Krebse, wie Muschelkrebse, Flohkrebse, Asseln (Bathynomus giganteus und doederleini (Abb. 713)) und Krabben (Kaempfferia kaempfferi Abb. 74 S. 126) vor.

In den gleichen Gebieten zeigt sich bei vielen Formen eine beträchtliche Vergrößerung der Eizellen und damit im Zusammenhang eine Tendenz zur Brutpflege und zur Abkürzung der Metamorphose. Bewohner der Arktis und Antarktis sowie der Tiefsee waren es vorwiegend, welche wir als brutpflegende Formen der Aktinien und Stachelhäuter S. 619 kennen lernten. Dasselbe gilt für brutpflegende Ringelwürmer, Ascidien, Krebstiere. Auch die im eigenen Körper brutpflegenden Knochenfische des Meeres sind vorwiegend Kaltwasserbewohner. Man wird also durch alle diese Tatsachen dazu gedrängt, eine ähnliche direkte Einwirkung der Kälte auf die Eier anzunehmen, wie wir sie schon vom Salzgehalt

des Wassers kennen gelernt haben. Auf eine solche Annahme weisen uns auch die oben angeführten Experimente Kammerers bei Alytes und Salamandra hin sowie seine neuesten Erfahrungen am Grottenolm (Proteus anguineus), der bei Temperaturen über 15° C Eier ablegt, bei solchen unter 10° C jedoch lebendig gebärend ist.

15. Kapitel.

Das Licht.

Die Lichtstrahlen der Sonne sind von der größten Bedeutung für alle lebenden Organismen. Sie liefern die Energie, welche in den Pflanzen die organische Substanz aufbaut, die, wie wir früher gesehen haben, die Urnahrung für die gesamte Tierwelt darstellt. Somit hängt die Existenz der Tierwelt indirekt vom Licht ab. Aber auch direkte Beziehungen des Lichtes zur Tierwelt lassen sich nachweisen, und manche derselben sind von großer Bedeutung. Das Sonnenlicht und die es zusammensetzenden Strahlengattungen üben einen Einfluß auf die lebende Substanz aus, der vielleicht größer ist, als man gegenwärtig allgemein annimmt. Es scheint zwar, daß außer jenen Arten, welche mit pflanzlichen Organismen in Symbiose leben (vgl. S. 262), die Tiere im allgemeinen das Sonnenlicht nicht direkt als Kraftquelle ausnützen. Ja es scheint sogar, daß für manche Tiere das Sonnenlicht geradezu verderblich wirkt. Man weiß, daß gewisse Bakterienarten, z. B. die Typhusbakterien, vom Sonnenlicht getötet werden. Auch manche niedere Tiere, so z. B. manche Protozoen und Parasiten aus den verschiedensten Gruppen, scheinen gegen Sonnenlicht sehr empfindlich zu sein. Manche Angaben in der Literatur deuten darauf hin, daß Tiere, welche sonst dauernd in der Dunkelheit leben, sterben, wenn sie längere Zeit dem Licht ausgesetzt werden. So wird dies nicht nur für Tiefseetiere, sondern auch für Höhlenformen angegeben. Es existieren aber noch keine genauen Untersuchungen, welche beweisen, daß nicht andere Verhältnisse den Tod der betreffenden Tiere bewirkten, also z. B. bei Höhlentieren Austrocknung, bei Tiefseetieren ungeeignete Zusammensetzung des Meerwassers. Jedenfalls ist aber bekannt, daß bei Anwesenheit gewisser Farbstoffe Tiere im Licht gegen Gifte empfindlich werden, welche im Dunkeln keinen Einfluß auf sie haben. Infusorien z. B., welche man durch Zusatz eines fluoreszierenden Farbstoffs sensibilisiert hat, sterben unter dem Einfluß minimaler Dosen von Chinin im Lichte ab, während sie im Dunkeln ohne Schaden weiter leben. Aus solchen Versuchen kann man schließen, daß das Licht unter bestimmten Umständen, bei Anwesenheit gewisser Stoffe, auf das Plasma eine tödliche Wirkung ausüben kann. Sicher ist, daß das Licht einen Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäureausscheidung der Tiere besitzt. Auch für den Fettstoffwechsel gewisser Krebse spielt nach den Untersuchungen von Bauer das Licht eine wichtige Rolle, indem es eine Reaktionsbeschleunigung herbeiführt. Ferner scheinen gewisse Versuche darauf hinzuweisen, daß die verschiedenen Strahlengattungen auf Stoffwechsel und Wachstum der Tiere einen verschiedenen Einfluß haben.

Es kann uns daher nicht verwundern, wenn wir in vielen Fällen das Plasma der Zellen gegen Licht geschützt finden. Als Lichtschutz dienen im Tierkörper vorwiegend Pigmente. **Pigmente** kommen bei Tieren sowohl in der Haut als auch in tiefer gelegenen Körperschichten vor. Unzweifelhaft findet die Bildung bzw. die Vermehrung des Hautpigmentes unter dem Einfluß des Lichtes statt. Die Haut des Menschen ist ein guter

Beweis hierfür. Wenn der weiße Mensch ungewöhnlich starker Sonnenstrahlung ausgesetzt wird, so bildet sich in der Haut bräunliches Pigment, nachdem ein Entzündungsvorgang vorausgegangen ist. Die Pigmentlage wirkt wie ein Schirm und macht die Haut nunmehr für intensive Lichtwirkung unempfindlich. Auf solchen Schutz gegen übermäßige Lichtwirkung ist es auch zurückzuführen, daß bei vielen Tierformen während der Embryonal- oder Larvenstadien Blutgefäße und manchmal auch das Nervensystem von pigmenthaltigen Zellen eingehüllt werden. Es ist nicht sicher, welche Strahlen durch solche Pigmente vom Protoplasma ferngehalten werden sollen. Wir dürfen aber annehmen, daß es vor allem die chemisch wirksamen sein werden. Interessante Beweise sind neuerdings für die Wirkung der Pigmentierung als Lichtschirm bei Reptilien geführt worden. Bei diesen ist vielfach in ähnlicher Weise, wie das auch bei Fischen vorkommt, die Leibeshöhle mit einer pigmentierten Zellschicht innerlich ausgekleidet. Bei Eidechsen und Schlangen ist oft das Bauchfell tiefschwarz gefärbt. Man fragt sich unwillkürlich, was denn eine solche Pigmentlage im Innern des Körpers für eine Rolle spielen kann. Nun gibt es Reptilien, bei denen das Bauchfell nicht pigmentiert ist. Es sind das z. B. die Nachtgeckonen, während bei den Tageidechsen ein dunkel pigmentiertes Bauchfell vorkommt. Experimente, die Sečerow neuerdings durch Einlegen von photographischen Papieren in die Leibeshöhle von Eidechsen angestellt hat, haben ergeben, daß tatsächlich in die Leibeshöhle der Nachtgeckonen Licht eindringen kann, welches aus derjenigen der Taggeckonen durch das als Lichtschirm wirkende pigmentierte Peritoneum ferngehalten wird. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß gerade die Gegend der Geschlechtsorgane bei den Tageidechsen durch ein dichtes Pigment geschützt ist. Auch sonst spielt Pigment als Lichtschutz oft eine wichtige Rolle. Vor allem kommt dies bei den Lichtsinnesorganen in Betracht; dieselben sind bei fast allen Tieren mit einem besonderen Pigment, das rot und schwarz sein kann, versehen. Bei niederen Wirbellosen erkennen wir die Lichtsinnesorgane makroskopisch vielfach nur an dem Vorhandensein des Pigments. Es umhüllt die Sinneszellen, schützt sie vor zu intensiver Bestrahlung und bewirkt vor allem, daß das Licht nur in bestimmten Einfallsrichtungen zu ihnen dringen kann. Verschiebung des Pigments macht die Lichtsinnesorgane für verschiedene Lichtstärken geeignet, indem bald mehr, bald weniger Lichtstrahlen durch den Pigmentmantel zu den Sinneszellen zugelassen werden. Bei manchen starker Sonnenstrahlung ausgesetzten Flachwasserfischen soll nach Weber die bei Wirbeltieren stets als Lichtschirm wirkende Iris noch dadurch in ihrer Funktion unterstützt werden, daß eine kontraktile, kompliziert gebaute Falte von oben in den Pupillarraum der Iris herabhängt, ein sogenanntes Operculum pupillare. Ein solcher Lichtschirm findet sich z. B. bei dem Plattfisch Psettodes erumei.

Die Lichtwirkung macht es auch verständlich, daß vielfach bei Fischen und anderen Tieren die dem Boden zugekehrte Seite farblos ist, während die nach oben gewendete Seite Pigmentierung aufweist. Nicht immer ist die nach oben gekehrte Seite die Rückenseite, die nach unten gekehrte die Bauchseite. Der Schiffshalter Echeneis ist ein Fisch, welcher mit der an seinem Kopf befindlichen Haftscheibe sich so an Schildkröten und Haifische ansaugt, daß seine Bauchseite nach oben gekehrt ist; dementsprechend ist auch seine Färbung gerade umgekehrt angeordnet wie bei anderen Fischen. Die Schollen und die übrigen mit ihnen verwandten Plattfische liegen bekanntlich nicht mit der Bauchseite, sondern mit der rechten oder linken Seite ihres Körpers, welche somit funktionell zur Bauchseite wird, dem Boden auf. Immer ist bei ihnen die dem Boden zugekehrte Seite hell und unpigmentiert. Cunningham hat zuerst gezeigt, daß bei Belichtung von unten sich auch ihre Bauchseite pigmentiert.

Diese Tatsachen sind zwar einwandfrei festgestellt, es fragt sich aber, ob wir sie auf eine direkte Einwirkung des Lichtes beziehen dürfen. Nicht immer bedingt Lichtmangel auch den Mangel an Pigment und Lichtfülle eine starke Pigmentierung. Wir wären sonst gezwungen, anzunehmen, daß die an der Oberfläche des Meeres, im stärksten Sonnenlicht schwimmenden Planktontiere dunkel pigmentiert sein müßten. Das vollkommene Gegenteil hiervon ist aber tatsächlich der Fall. Die typischen Planktontiere sind von einer glashellen Durchsichtigkeit, von der meist nur wenige Organe, vor allem die Geschlechtsorgane ausgenommen sind. Nun werden aber nicht alle Pigmente im Licht vermehrt; es gibt vielmehr eine ganze Anzahl unter ihnen, welche durch das Licht zerstört werden. Es liegt also durchaus die Möglichkeit vor, daß im durchsichtigen Körper der Planktontiere nur solche Pigmente bildungsmöglich sind, welche vom Licht zerstört werden.

Wie wir schon hieraus entnehmen können, sind die Pigmente der Tiere von ganz verschiedener Natur, und wir können wiederum daraus schließen, daß sie jeweils verschiedene Rollen im Tierleben spielen. Manche Pigmente müssen sicher ihrer Färbung entsprechend als Filter für bestimmte Strahlengattungen dienen.

Die meisten Tiere, jedenfalls die am Tag wachenden und im Hellen lebenden Formen, werden durch das Licht angeregt und belebt. Ja wir können sagen, daß das ganze Aussehen der Lichttiere abweicht von demjenigen der Dunkelbewohner. Lichttiere sind farbig und bunt, oftmals durch Zeichnungen und den Wechsel verschiedener Farben ausgezeichnet. Die Intensität und Mannigfaltigkeit der Färbung ist größer bei den Tieren der Tropen als bei den Tieren gemäßigter Zonen. Auch in den Hochgebirgen, in denen die Lichtstrahlung so ausgiebig ist, treten uns farbenstarke Tiere entgegen, ebenso in den Polargebieten mit ihrem langen Sommertag. Wir wissen nichts darüber, ob das Licht einen direkten Einfluß auf die Entstehung dieser lebhafteren Färbung besitzt; wir können vorläufig nur feststellen, daß mit der größeren Intensität des Lichtes das Vorkommen lebhafterer Färbung zusammentrifft.

Auch im Meer tritt uns der gesetzmäßige Zusammenhang zwischen der Wirkung des Lichtes und der Färbung der Tiere aufs deutlichste entgegen. Die Tiere der Oberflächenschichten sind es allein, welche die ungeheure Farbenmannigfaltigkeit aufweisen, die uns in früheren Kapiteln unter den verschiedensten Gesichtspunkten beschäftigt hat. Die größte Verschiedenheit der Färbungen tritt uns auch hier in den Tropengebieten entgegen, wo im Seichtwasser, z. B. auf den Korallenriffen sich oft eine Zusammendrängung der buntesten Tierformen findet. Damit ist nicht gesagt, daß in nordischen Gebieten bunte Tiere fehlten; aber in den Tropen ist die Menge und Mannigfaltigkeit der auffallend gefärbten Tierformen größer.

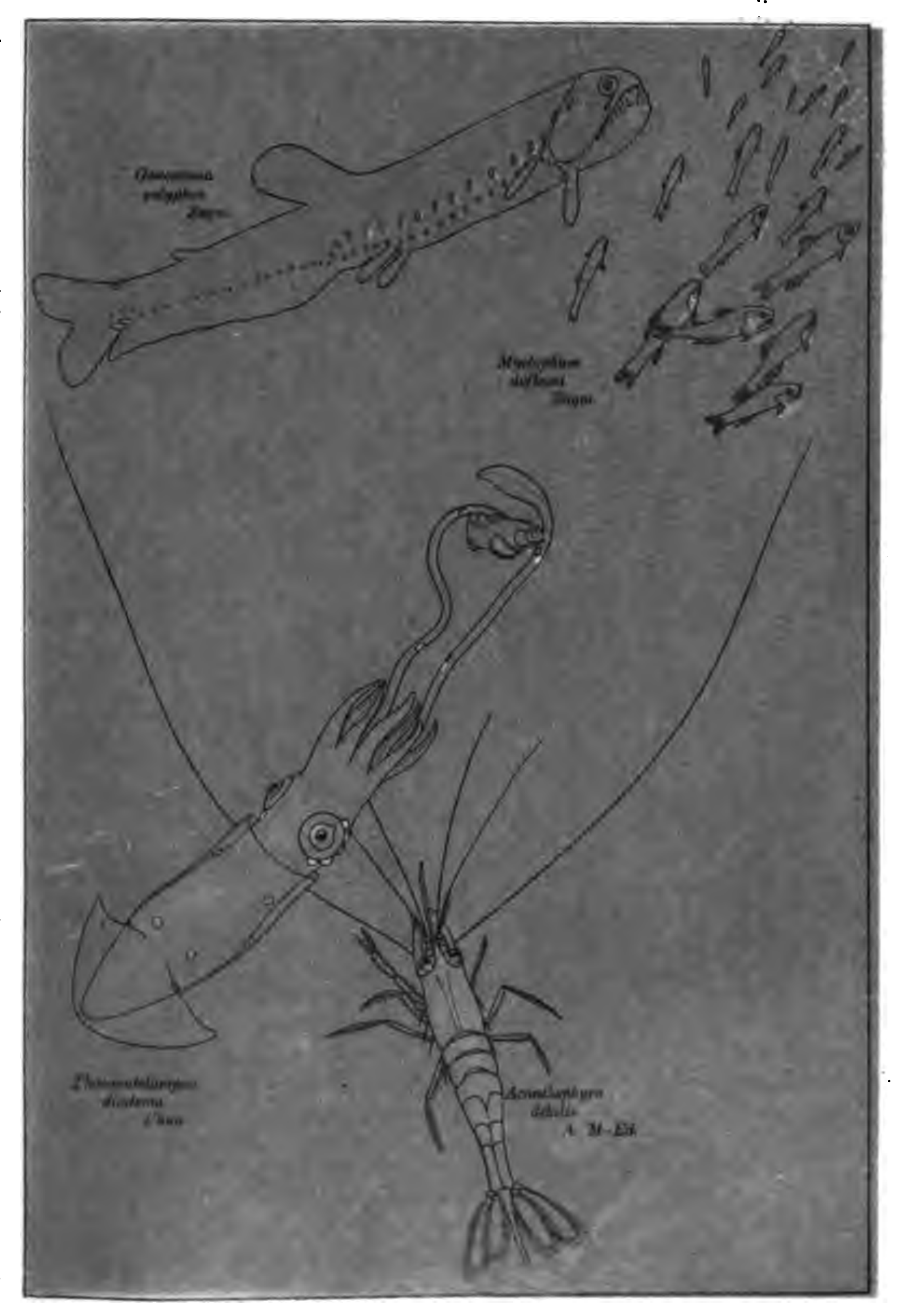
Sobald wir Tiere aus größeren Tiefen, aus jenen Regionen, in welche das Licht nur mehr als schwache Dämmerung oder gar nicht mehr eindringt, untersuchen, fällt uns eine große Einförmigkeit in deren Färbung auf. Bei den Tiefseetieren sehen wir einige wenige Farbenkleider wie eine Uniform sich wiederholen. Während die Mehrzahl der im freien Wasser gefangenen, also wohl dem intermediären Plankton angehörigen Formen purpurne Farbtöne oder ein tiefes Samtschwarz zeigen, finden wir bei den Bodenbewohnern vielfach bleiche, gelbliche bis weißliche Färbungen, welche auf mehr oder minder vollkommenem Pigmentmangel beruhen. Das schließt nicht aus, daß manche Bodenformen noch insbesondere rötliche Färbungen aufweisen, während auch manche Mitglieder des intermediären Planktons blaß und fahl erscheinen. Pigmentlosigkeit und Pigmentarmut tritt uns vor allem bei den Schwämmen, den Cölenteraten, Würmern und Mollusken der Tief-

see entgegen. Es gibt aber auch farblose Tiefseekrebse und -fische. Bei manchen dieser Formen können wir mit Sicherheit angeben, daß sie auf dem Boden der Tiefsee leben, während wir bei anderen eine Lebensweise vermuten dürfen, welche auch in oberflächlichen Meeresregionen zur Erzeugung solcher blassen Formen führt, z. B. Wühlen im Schlamm. Auch aus den Tiefenregionen des Süßwassers lassen sich ähnliche Fälle von blasser eintöniger Färbung anführen; so sind Comephorus baicalensis und C. dybowskii sehr zarte blaßrötliche Fische der größeren Tiefen des Baikalsees. Dasselbe gilt von der in der Tiefe des Michigan- und Ontariosees vorkommenden Gattung Triglopsis.

Die in Schlamm, Sand und Felsen wohnenden Tiere zeigen auch im Seichtwasser sehr häufig die Erscheinung der Farblosigkeit. Würmer, viele Crustaceen und Mollusken sind hier anzuführen. So sind z. B. die im Meeresboden wühlenden Crustaceen aus den Gattungen Callianassa und Thalassina oft vollkommen pigmentlos. Mindestens zeigen solche Formen eine starke Abnahme des Pigments gegenüber freilebenden Tieren oder doch eine große Einförmigkeit in der Färbung. Zeichnungen und Körperfleckung, wie sie sonst bei Seichtwasserkrebsen so häufig sind, suchen wir bei ihnen vergebens. Auch im Schlamm, in Felsen und Steinen lebende Muscheln zeigen Pigmentmangel. Daß derselbe wirklich durch den Ausschluß des Lichtes hervorgerufen ist, dafür hat List interessante Beweise durch Beobachtung einer bei Neapel vorkommenden Varietät der Miesmuschel geliefert. Mytilus gallo-provincialis und M. minimus kommen bei Neapel in Grotten bei dem Palast der Donn' Anna vor. Die dort vom Licht abgeschlossenen Exemplare sind ebenso pigmentarm wie Individuen, welche z. B. in den unterirdischen Bassins und in Röhrenleitungen der zoologischen Station gelegentlich heranwachsen. Auch bei Muscheln, deren Körper normalerweise kein oder sehr wenig Pigment aufweist, entwickelt sich solches im Experiment unter dem Einfluß des Lichts. So hat Schiedt bei Austern, deren eine Schale er entfernt hatte, unter dem Einfluß des Lichts an den Kiemen und dem Mantel der exponierten Seite reichlich dunkelbraunes Pigment sich entwickeln sehen. Ebenso konnte List bei Exemplaren der in Steinen bohrenden Muschel Lithodomus dactylus nachweisen, daß, nachdem sie etwa ein Jahr lang am Licht gehalten worden waren, Fuß, Mantel, Siphonen und andere sonst farblose oder schwach pigmentierte Körperpartien stark dunkelbraun pigmentiert waren.

Auch alle Insektenlarven, welche dem Lichte entzogen in Holz bohren, in Früchten, Blättern oder anderen Pflanzenteilen minieren, welche dauernd unter der Erde wohnen oder, wie bei Wespen und Bienen, in dicht geschlossenen Bauten aufgezogen werden, zeigen eine blaßgelbliche Körperfärbung, welche durch Pigmentmangel bedingt ist. Sie erinnern uns durch diese Eigenschaft sehr an parasitische Tiere. In einem früheren Kapitel haben wir schon besprochen, daß die an der Außenseite von Tieren lebenden Ektoparasiten oft dunkel pigmentiert und lebhaft gefärbt sein können. Dagegen vermissen wir Färbungen fast gänzlich bei allen Entoparasiten. Die blasse Färbung der Bandwürmer wird von den meisten Saugwürmern, den Pentastomiden, den parasitischen Schnecken, Muscheln und Insektenlarven geteilt.

Eine weitere Gruppe von Tieren, welche durch Pigmentmangel auffällt, wird von den Höhlentieren gebildet. Bekanntlich gibt es in allen Teilen der Erde, besonders in gewissen geologischen Formationen, unterirdische Räume von oft sehr beträchtlicher Ausdehnung. Solche Höhlen bilden vielfach Gewölbe von mehreren hundert Metern Höhe und erstrecken sich viele Kilometer weit unter der Erdoberfläche. In diesen Grotten gibt es große Seen, vielfach sind sie von Flüssen durchströmt; kleine Tümpel und sonstige Wasseransammlungen finden sich in ihnen regelmäßig vor. So ist es kein Wunder, wenn wir in ihnen



Tiefsee (bathypelagische Tiere)
...ren Atlantik.

Zu Tafel XVII.

[illegible] Es gibt aber auch farblose Tiefseekrebse und -fische. Bei manchen die-
sen Formen können wir mit Sicherheit angeben, daß sie auf dem Boden der Tiefsee leb-
en, bei anderen eine Lebensweise vermuten dürfen, welche auch in oberflächlichen
Meeresregionen zur Erzeugung solcher blassen Formen führt, z. B. Wühlen im Schlamm.
Auch aus den Tiefenregionen des Süßwassers lassen sich ähnliche Fälle von blasser
Färbung anführen; so sind Comephorus baicalensis und C. dybowskii sehr [illegible]
Fische der größeren Tiefen des Baikalsees. Dasselbe gilt von der in der T[illegible]
Michigan- und Ontariosees vorkommenden Gattung Triglopsis.

Die in Schlamm, Sand und Felsen wohnenden Tiere zeigen auch im Seichtwasser
häufig die Erscheinung der Farblosigkeit. Würmer, viele Crustaceen und Mollusken
sind anzuführen. So sind z. B. die im Meeresboden wühlenden Crustaceen aus
den Gattungen Callianassa und Thalassina oft vollkommen pigmentlos. Mindestens
zeigen solche Formen eine starke Abnahme des Pigments gegenüber freilebenden Tieren oder
eine große Einförmigkeit in der Färbung; Zeichnungen und Körperfleckung, wie sie
bei Seichtwassertieren so häufig sind, suchen wir bei ihnen vergebens. Auch im Schlamm
und Felsen oder Sand lebende Muscheln zeigen Pigmentmangel. Daß derselbe wirklich
durch den Ausschluß des Lichtes hervorgerufen ist, dafür hat List interessante Beweise bei
einer bei Neapel vorkommenden Varietät der Miesmuschel geliefert. Mytilus
galloprovincialis und M. minimus kommen bei Neapel in Grotten bei dem Palazzo
Donn' Anna vor. Die dort vom Licht abgeschlossenen Exemplare sind ebenso pigmentlos
wie die Muscheln, welche z. B. in den unterirdischen Bassins und in Röhrenleitungen der
zoologischen Station gelegentlich heranwachsen. Auch bei Muscheln, deren Körper normal-
weise kein oder sehr wenig Pigment aufweist, entwickelt sich solches im Experiment unter
dem Einfluß des Lichts. So hat Schiedt bei Austern, deren eine Schale er entfernt,
unter dem Einfluß des Lichts an den Kiemen und dem Mantel der exponierten Seite
lich dunkelbraunes Pigment sich entwickeln sehen. Ebenso konnte List bei Exemplaren der
in Steinen bohrenden Muschel Lithodomus dactylus nachweisen, daß, nachdem sie
ein Jahr lang am Licht gehalten worden waren, Fuß, Mantel, Siphonen und andere
farblose oder schwach pigmentierte Körperpartien stark dunkelbraun pigmentiert waren.

Auch alle Insektenlarven, welche dem Lichte entzogen in Holz bohren, in Früchten,
Blättern oder anderen Pflanzenteilen minieren, welche dauernd unter der Erde wohnen oder
wie bei Wespen und Bienen, in dicht geschlossenen Bauten aufgezogen werden, zeigen
blaßgelbliche Körperfärbung, welche durch Pigmentmangel bedingt ist. Sie erinnern
durch diese Eigenschaft sehr an parasitische Tiere. In einem früheren Kapitel haben wir
schon besprochen, daß die an der Außenseite von Tieren lebenden Ektoparasiten oft
pigmentiert und lebhaft gefärbt sein können. Dagegen vermissen wir Färbungen fast ganz
bei allen Entoparasiten. Die blasse Färbung der Bandwürmer wird von den meisten Saug-
würmern, den Pentastomiden, den parasitischen Schnecken, Muscheln und Krebsen
geteilt.

Eine weitere Gruppe von Tieren, welche durch Pigmentmangel auffällt, wird von den
Höhlentieren gebildet. Bekanntlich gibt es in allen Teilen der Erde, besonders in gewissen
geologischen Formationen, unterirdische Räume von oft sehr beträchtlicher Ausdehnung.
Solche Höhlen bilden vielfach Gewölbe von mehreren hundert Metern Höhe und erstrecken
sich viele Kilometer weit unter der Erdoberfläche. In diesen Grotten gibt es große Seen,
vielfach sind sie von Flüssen durchströmt; kleine Tümpel und sonstige Wasseransamm-
lungen finden sich in ihnen regelmäßig vor. So ist es kein Wunder, wenn wir in ihnen

Tafel XVII.



Leuchttiere der intermediären Tiefsee (bathypelagische Tiere) aus dem mittleren Atlantik.

alle möglichen Tierarten vorfinden, welche zum großen Teil an der Oberwelt nicht gefunden werden, und die wir als speziell angepaßte Höhlentiere bezeichnen müssen. Eine reichhaltige Fauna ist von Höhlenforschern in der berühmten Höhle von Adelsberg, in den Grotten bei St. Kanzian und in anderen Höhlen des Karstgebietes, in der Mammuthöhle Nordamerikas, in vielen anderen Höhlen der Vereinigten Staaten, Mexikos, Cubas, aber auch in anderen Teilen der Welt entdeckt worden. Die Höhlenfauna zeigt die gleiche Pigmentarmut, die wir auch sonst bei dem Licht entzogenen Tieren konstatiert haben. Daß hier eine einheitliche Gesetzmäßigkeit vorliegt, darauf weist schon die Tatsache hin, daß die Menge der blaßgefärbten Höhlentiere allen möglichen, gar nicht miteinander verwandten Gruppen des Tierreichs angehört. Die höchststehende derartige Form ist ein Amphibium, der sogenannte Grottenolm (Proteus anguineus L.); ihm schließen sich sowohl in den europäischen, als insbesondere in den nordamerikanischen Höhlen eine große Menge von Fischen an. Die Heuschrecken, Käfer und Spinnen, welche in Höhlen leben, sind meist nicht blaßgefärbt, zeigen aber immerhin einförmige, zeichnungslose Färbung. Sehr charakteristisch als bleiche Höhlentiere sind dagegen meistens die höhlenbewohnenden Krebse. Es gibt solche sowohl unter den niederen als auch unter den höheren Gruppen der Krebse. Besonders bemerkenswert sind die Höhlenflohkrebse (Gruppe des Niphargus puteanus) und Höhlenasseln (Asellus cavaticus). Diese beiden Formengruppen, welche den am Licht lebenden Flohkrebsen und Wasserasseln ganz nahe verwandt sind, erscheinen infolge ihrer Pigmentlosigkeit im lebenden Zustand fast durchsichtig. Das gleiche ist der Fall bei einigen höheren Krebsen, von denen eine interessante Form in den Krainer Höhlen vorkommt, nämlich eine Garnele, Troglocaris schmidti Dorm. (Abb. 715), während in den nordamerikanischen Höhlen eine Reihe naher Verwandter unseres Flußkrebses gefunden worden sind. Manche davon sind blind und vollkommen durchscheinend, wie z. B. Cambarus pellucidus (Abb. 716). Auch die kleinen Höhlenschnecken aus den Gattungen Lartetia und Zospeum sind farblos und fast durchsichtig. Dies gilt auch von den in Höhlen gefundenen Oligochaeten, den Verwandten unserer Regenwürmer, und den Turbellarien (Planaria cavatica).



Abb. 714. Zospeum (Carychium schmidti), Höhlenschnecke aus Grotten Bosniens. Vergr. 20 mal. Orig. nach der Natur.

Gerade die Höhlentiere haben die Möglichkeit gegeben, durch Experimente nachzuweisen, daß tatsächlich der Pigmentmangel direkt vom Lichtmangel abhängig ist. Bei einer ganzen Reihe von Höhlentieren nimmt das Pigment in auffallender Weise zu, wenn sie eine Zeitlang am Licht gehalten werden. Schon frühere Versuche von Zenker, welche neuerdings von Kammerer bestätigt und erweitert worden sind, hatten erwiesen, daß durch Pigmentvermehrung die am Licht gehaltenen Olme eine deutliche bräunliche Färbung annehmen. Schritt für Schritt läßt sich Pigmentzunahme bei den Höhlenflohkrebsen und Asseln nachweisen, wenn man sie eine Zeitlang im Tageslicht züchtet, was in der letzten Zeit in meinem Laboratorium von Dr. Kaulbersch durchgeführt wurde. Auch der umgekehrte Versuch ist schon gemacht worden und hat gezeigt, daß tatsächlich bei den gewöhnlichen Flohkrebsen und Wasserasseln eine Abnahme des Pigmentes eintritt, wenn sie längere Zeit im Dunklen gehalten werden. Diese Abnahme ist noch viel ausgeprägter, wenn die Züchtung im Dunklen durch eine Reihe von Generationen fortgesetzt wird. Ein solches Experiment ist einmal in ganz großem Stil unwillkürlich gemacht worden. Schneider hat gezeigt, daß in den unter-

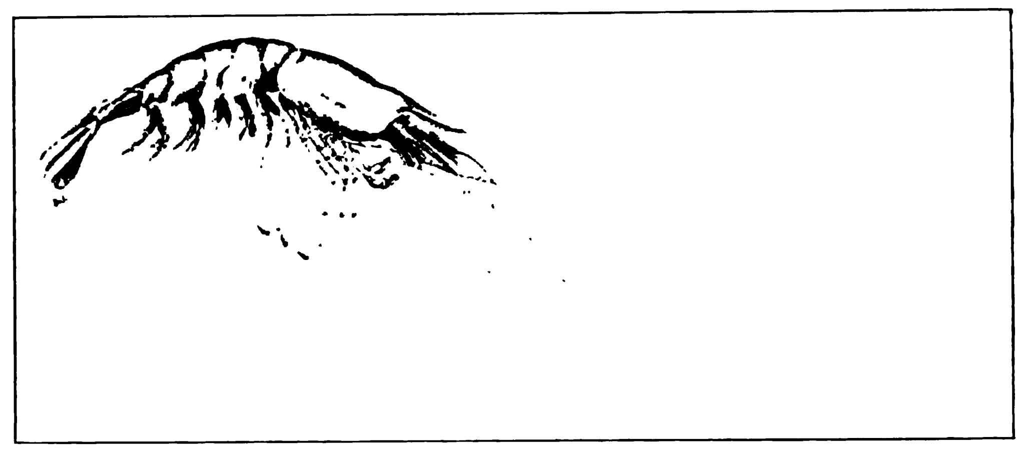


Abb. 715. Troglocaris schmidti Dorm. Blinde Höhlengarnele.
Vergr. 1½. Orig. nach der Natur.

irdischen Gewässern schon seit Jahrhunderten verlassener Bergwerke in Clausthal sich gewisse Formen unserer gewöhnlichen Flohkrebse und Wasserasseln finden, welche durch auffallenden Pigmentmangel und, wie wir gleich hinzufügen können, auch durch gewisse Veränderungen der Augen eine weitgehende Übereinstimmung mit den ihnen verwandten Höhlentieren zeigen.

Für die Beurteilung des Einflusses der Lichtwirkung auf die Pigmentbildung sind die Erfahrungen an Insekten wichtig. Wenn holometabole Arten die Puppenhülle verlassen, so werden sie am Licht allmählich dunkel. Sehr charakteristisch ist das Dunkelwerden z. B. bei Ameisen. Nun wissen wir, daß alle lichtscheuen, dem Licht dauernd entzogen lebenden Termitenarten blaß und pigmentlos sind, während diejenigen Arten, welche offen und ohne Scheu sich den Strahlen der Sonne aussetzen, stark pigmentiert sind.

Wir haben vorhin gesehen, daß Tiere aus den verschiedensten Abteilungen des Tierreichs und unter den verschiedensten Lebensbedingungen ihr Körperpigment ganz oder teilweise verlieren, wenn sie dauernd im Dunkeln leben. Wir sahen, daß dies zunächst für einzelne Tierarten gilt, von denen wir annehmen müssen, daß sie seit langen Zeiträumen in dunkeln Regionen existieren; doch konnten wir auch feststellen, daß einzelne Individuen von pigmentierten Arten, welche normalerweise im Hellen leben, ihr Pigment zum großen Teil einbüßen, wenn sie gezwungen werden, im Dunkeln zu verweilen.

Fast alle Tiere, welche dauernd im Dunkeln leben, zeigen eigenartige Veränderungen der Sehorgane. Viele von ihnen sind vollkommen augenlos, andere besitzen rückgebildete Augen, wieder andere, wie wir später sehen werden, eigentümlich umgestaltete Augen. Die Formen ohne Augen und jene mit rückgebildeten Augen, mit denen wir uns hier zunächst beschäftigen wollen, sind meist mit solchen Tieren nahe verwandt, welche gut ausgebildete und normal funktionierende Augen besitzen. So sehen wir z. B. unter den Parasiten die ektoparasitischen Trematoden mit wohlentwickelten Augen versehen, während solche ihren entoparasitischen Verwandten fehlen. Ja, wir haben früher erfahren, daß die Larven mancher Parasiten, solange sie ein freies Leben führen, über Augen verfügen, welche beim Übergang zum Leben im dunkeln Körperinnern ihrer Wirte sich zurückbilden und eventuell vollkommen verloren gehen. Das ist z. B. bei manchen Saugwürmern und bei den Rhizocephalen der Fall. Die in der Erde, in Holz und in anderen Pflanzenteilen lebenden Maden der Insekten sind augenlos, obwohl ihre nächsten Verwandten, wenn sie im Freien leben, gut ausgebildete Augen besitzen können, und obwohl die erwachsenen Insekten, die aus ihnen hervor-

gehen, mit ebensolchen versehen sind. Aber auch Tiere aus allen anderen Abteilungen des Tierreichs zeigen, wenn sie in der Erde, in Schlamm oder Sand wühlend ihr Leben verbringen, deutliche Zeichen der Rückbildung an ihren Augen. So finden wir diese Erscheinung bei den in Schlamm des Meeresbodens wühlenden Asseln und dekapoden Krebsen. Ein charakteristisches Beispiel unter letzteren ist Callianassa subterranea; auch die in Muscheln oder in anderen Tieren einen Schlupfwinkel suchenden Muschelwächter (Pinnotheridae vgl. S. 279) haben im erwachsenen Zustand rückgebildete Augen. Sehr auffallend sind die Verhältnisse bei den Termiten; alle unterirdisch lebenden, lichtscheuen

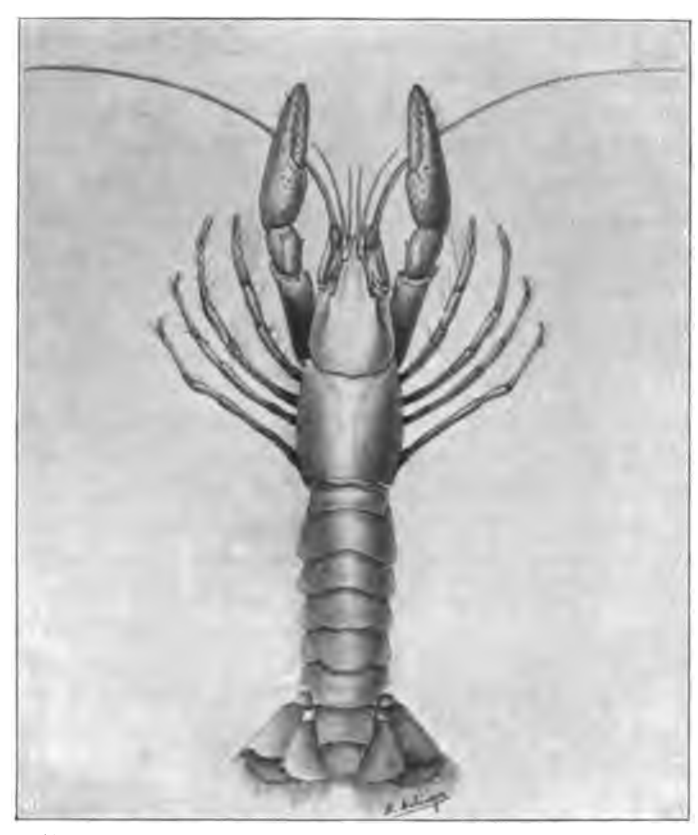


Abb. 716. Cambarus pellucidus, blinder Höhlenkrebs aus einer amerikanischen Höhle. Vergr. 1½. Orig. nach der Natur.

Arten sind nicht nur unpigmentiert, sondern auch augenlos. Anatomische Untersuchung erlaubt nach v. Rosen nur ganz geringe Reste von Augenanlagen mit Mühe nachzuweisen. Die am Licht lebenden, meist dunkel pigmentierten Arten haben jedoch wohlentwickelte Augen. Letzteres trifft übrigens für die Geschlechtstiere beider Gruppen zu. Selbst Wirbeltiere haben unter entsprechenden Lebensverhältnissen rückgebildete Augen. Das ist z. B. beim Grottenolm, bei den Blindwühlen (Coeciliidae) unter den Amphibien, den unterirdisch lebenden Schlangen (Typhlopidae) und sogar einigen Säugetieren der Fall. Unter letzteren ist unser Maulwurf ein sehr bekanntes Beispiel hierfür; er ist bekanntlich blind. Seine Augen haben nur mehr eine ganz enge Lidspalte. Es hat sich zwar ein regelrechter Augenbecher gebildet, aber die Linse und der ganze optische Apparat sind zurückgebildet, die Netzhaut ist unvollkommen entwickelt, und in vielen Fällen reicht der Augennerv nicht bis an den Augenbecher heran, so daß das Sinnesorgan gar keine Verbindung mit dem Gehirn besitzt. Ganz entsprechende Umänderungen der Augen wie bei diesem unterirdisch lebenden Insektenfresser finden sich bei ähnlich lebenden anderen Formen seiner Gruppe (z. B. Chrysochloris Abb. 718), bei Nagern (Spalax, Heterocephalus, Bathyergidae, Ctenomys) und bei einem Beuteltier, welches ihm in allen Anpassungsmerkmalen der Organisation außerordentlich ähnlich ist, dem Beutelmull (Notorhyctes typhlops) (Abb. 719). Bei Arten von Spalax und Chrysochloris (Abb. 718) ist sogar die Lidspalte vollkommen geschlossen, so daß das rudimentäre Auge vollkommen von der Haut überzogen ist.

Die große Menge von Höhlentieren, von denen wir vorher schon sprachen, liefert uns

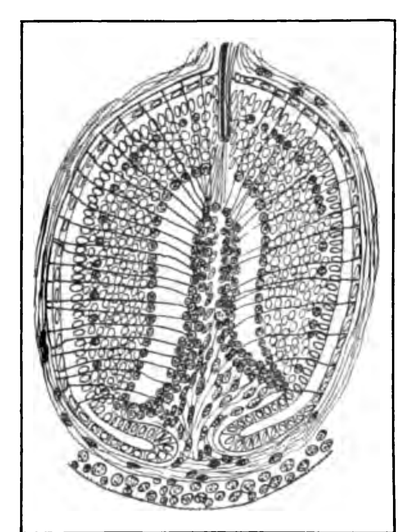


Abb. 717. Rudimentäres Auge des Grottenolms (Proteus anguineus). Vergr. 25 mal. Komb. nach Kohl und Kammerer.

reichlich Beispiele für die gleiche Gesetzmäßigkeit. In den Höhlen und unterirdischen Gewässern finden wir neben zahlreichen blinden Turbellarien (z. B. Planaria cavatica) und Schnecken (Arten von Lartetia, Carychium, Zospeum usw.) viele Insekten, Spinnentiere, Tausendfüßler und vor allem Krebse mit rückgebildeten Augen. Unter den Krebsen mit rückgebildeten Augen hebe ich besonders Niphargus puteanus und Asellus cavaticus hervor, welche in den europäischen unterirdischen Gewässern eine sehr weite Verbreitung haben. Ferner sind zu erwähnen Cecidotea stygia, Crangonyx, Bradya edwardsii, Branchipus pellucidus, Estheria coeca, Cypris stygia, Cyclops-Arten usw. Noch charakteristischer ist die Rückbildung der Augen bei den Dekapoden, so z. B. bei Cambarus pellucidus (Abb. 716 u. 721) der amerikanischen und Troglocaris schmidti Dorm. der krainischen Höhlen. Bei Höhlenkäfern, so z. B. bei der Gattung Anophthalmus, kann sich die Rückbildung sogar auf das Ganglion opticum erstrecken. In der Höhlenfauna spielen Fische eine sehr große Rolle (z. B. Amblyopiss spelaeus, Typhlichthys, Apterichthys caecus, Stygicola, Lucifuga (Abb. 720) usw.); an ihnen lassen sich alle Stadien der Augenrückbildung verfolgen, wie dies vor allem aus den schönen Untersuchungen von Eigenmann hervorgeht. Auch unter ihnen gibt es Formen, bei welchen die Jungfische noch höher ausgebildete Augen besitzen, während sie bei den erwachsenen Tieren rückgebildet sind. Die höchststehenden Höhlentiere, welche wir kennen, sind Amphibien. Der Olm (Proteus anguineus L.) (Abb. 717) der europäischen Höhlen hat sehr rückgebildete linsenlose Augen, welche von der äußeren Haut vollkommen überzogen sind. In Nordamerika ist ein blinder Salamander als Höhlenbewohner nachgewiesen worden (Typhlomolge spelaeus).

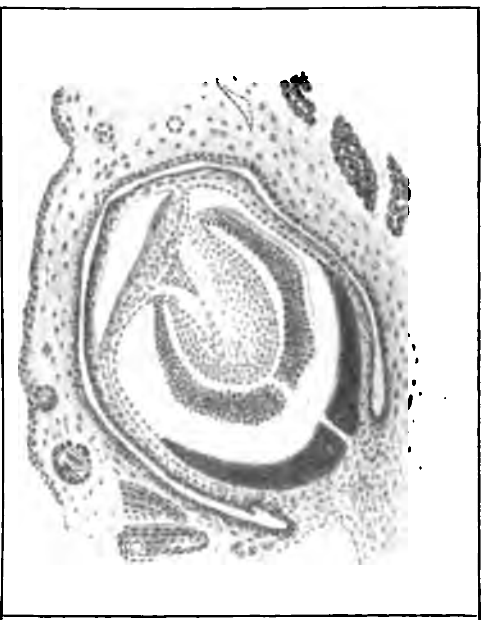


Abb. 718. Rudimentäres von der Haut überwachsenes Auge von Crysochloris hottentota. Stark vergr. Nach G. Sweet.

Daß wir bei den Höhlentieren alle möglichen Stufen der Augenrückbildung finden, erklärt sich wohl aus der verschieden langen Zeit, welche diese Tiere seit ihrer Anpassung an die Höhlen im Dunkeln zugebracht haben und aus der verschiedenen Zähigkeit mit der nicht mehr gebrauchte Organe von den Tieren festgehalten werden. Sie alle stammen von Tieren ab, welche schon im Freien ein lichtscheues, vielfach unterirdisches Leben führen. So erklärt sich der Reichtum der Höhlenfauna an Käfern, Spinnentieren, Asseln, Tausendfüßlern, Schnecken. Die Höhlenheuschrecken erinnern an solche, die in Ameisenhaufen vorkommen; die Asseln sind vielfach identisch

mit solchen, die man außerhalb der Höhlen unter Steinen findet. Die Rückbildung der Augen besteht oft nur in einer Verkleinerung der Facettenzahl, so bei den Käfern der Gattungen Trechus und Bythinus. Manche Formen, so manche Insekten und Planarien, haben auch in völliger Dunkelheit noch ganz normale Augen. Umgekehrt finden wir manche blinde Tiere der unterirdischen Gewässer, wie Planarien und Crustaceen in kalten Quellen am Lichte lebend, vielleicht stets wieder mit dem Wasserstrom aus der Tiefe an die Oberfläche geschwemmt (vgl. auch S. 853).

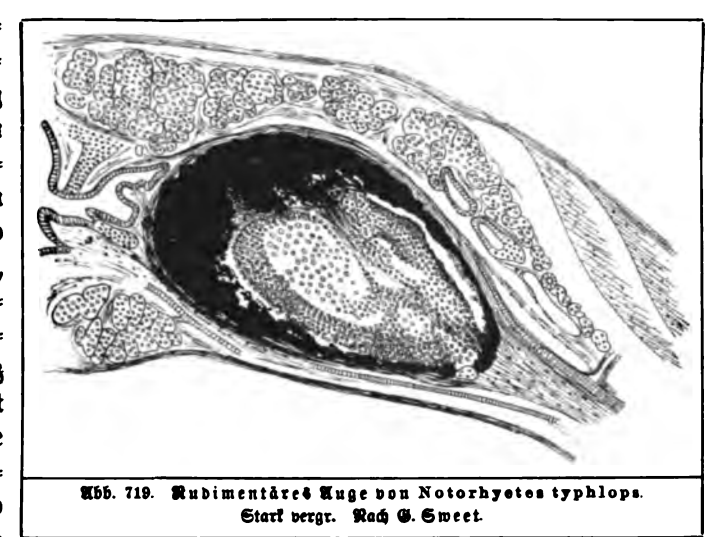


Abb. 719. Rudimentäres Auge von Notorhyetes typhlops. Stark vergr. Nach G. Sweet.

Auch in der Tiefsee finden sich zahlreiche Tiere mit rückgebildeten Augen, und zwar hauptsächlich unter den Krebsen und Fischen (Abb. 722 u. 725). Es sind vor allem die bodenbewohnenden Formen der großen Tiefen, welche diese Eigentümlichkeit zeigen.

Die angeführten Tatsachen zeigen uns, daß Rückbildung der Augen im Tierreich weit verbreitet ist; die verschiedenen Lebensbedingungen, unter denen solche Tiere mit rückgebildeten Augen vorkommen, haben nur ein Gemeinsames, nämlich den Mangel an Licht. Es ist nun eine wichtige Frage, wie der Mangel an Licht einen Einfluß auf die Entwicklung der Augen ausüben kann. Auf diese Frage wird vielleicht durch einige Beobachtungen Licht geworfen. Wir haben schon erwähnt, daß bei vielen blinden Dunkeltieren die Augen bei den Jugendstadien eine relativ bessere Entwicklung aufweisen können als bei den erwachsenen Tieren. So liegt denn die Annahme nahe, daß der Mangel des Lichtreizes die Degeneration der Augen zunächst während der Entwicklung des Individuums herbeiführt. Ich konnte selbst ein interessantes Beispiel für diese Annahme beschreiben. In der Sagamibucht in Japan entdeckte ich zwei Standortsvarietäten der kleinen Krabbe Cyclodorippe uncifera Ortm., von denen die eine in der Tiefsee, die andere im seichten Wasser lebt. Während die erstere stark rückgebildete Augen hat, besitzt letztere solche, die wohlentwickelt und zum Sehen geeignet sind (Abb. 725). Aber auch bei der Tiefseevarietät konnte ich feststellen, daß ein Muttertier, dessen eigene Augen gänzlich rudimentär waren, an seinem Hinterleib Larven



Abb. 720. Blinder Höhlenfisch, Lucifuga subterranea J. u. S. Aus einer kubanischen Höhle. Nat. Größe. Original nach der Natur.



Abb. 721. Schnitt durch das Ende des rudimentären Auges des Höhlenkrebses Cambarus pellucidus. Stark vergr. Nach Packard.

trug, deren Augen dunkel pigmentiert waren und alle wesentlichen Elemente des Facettenauges besaßen. Auch bei Höhlencrustaceen, so Troglocaris schmidti, sind die Embryonen noch mit Augen versehen. Mit der Annahme einer derartigen direkten Beeinflussung der Augenentwicklung durch das Licht, stimmen auch die Beobachtungen gut überein, welche an Termitenköniginnen gemacht worden sind. Wir haben früher erfahren, daß auch bei gänzlich augenlosen Termiten die Geschlechtstiere wohlentwickelte Augen besitzen, mit deren Hilfe sie sich bei ihren mit der Verbreitung der Art in Verbindung stehenden Flügen gut zu orientieren vermögen. Hat aber eine Termitenkönigin längere Zeit in ihrer Zelle eingemauert verbracht, so lassen ihre Augen, wie aus den Untersuchungen von Holmgren hervorgeht, eine starke Degeneration erkennen (Abb. 723). Man dürfte nach diesen Tatsachen annehmen, daß bei gewissen Arten eine durch den Aufenthalt im Dunkeln bewirkte Tendenz zur Rückbildung der Augen vorkommt, die eventuell zur Entstehung einer Dunkelvarietät mit rückgebildeten Augen führt. Mit großer Sicherheit wurden solche Dunkelvarietäten bei Asellus und Gammarus durch Schneider in alten, seit Jahrhunderten verlassenen Bergwerken bei Clausthal am Harz nachgewiesen. Wie aber die Erfahrung an Cyclodorippe lehrt, würden solche Formen unter dem Einfluß des Lichtes sich immer wieder zu sehenden Tieren entwickeln können. Auch beim Grottenolm läßt sich nach Kammerer durch Lichteinwirkung das Auge wieder zu normaler Entwicklung zwingen. Die Annahme liegt nahe, daß bei lange dauernder ununterbrochener Einwirkung der Dunkelheit die Fähigkeit zur Bildung eines normalen Auges vollkommen verloren geht. Damit steht im Einklang, daß bei manchen Arten von Dunkelbewohnern schon die Embryonen keine Augen mehr besitzen.

So haben wir denn bei den meisten im Dunkeln lebenden Tieren Degenerationserscheinungen des Pigments und der Sehorgane kennen gelernt. Dem stehen Anpassungen gegenüber, welche die Tiere zum Leben im Dunkeln in höherem Maße geeignet machen, die aber sicher nur indirekt durch den Lichtmangel bei ihrer Entstehung beeinflußt waren. So sind bei blinden Dunkeltieren Geruchs- und Tastorgane stets hochentwickelt. Blinde Krebse und Insekten haben größere Zahlen von Riechkolben, die Antennen sind meist verlängert, Zahl, Länge und Gruppierung der Tasthaare ist anders als bei den nächstverwandten Lichttieren. In einigen Fällen hat man sogar die Umwandlung des Augenrudiments zu einem Tastorgan nachgewiesen, so bei Höhlenkäfern und -spinnen, bei Tiefseecrustaceen. Mein Schüler v. Dobkiewicz fand z. B. bei Tiefseegalatheiden die Augenstiele nach vollkommener Rudimentierung der Augen zu einer Art von Fühlern umgewandelt. Ein anderer meiner Schüler, Kaulbersch, zeigte, daß bei der Höhlenassel der Geschlechtsdimorphismus der Geruchsantennen weit ausgeprägter ist als bei der gewöhnlichen am Tageslicht lebenden Wasserassel (vgl. Abb. 727 A u. B).

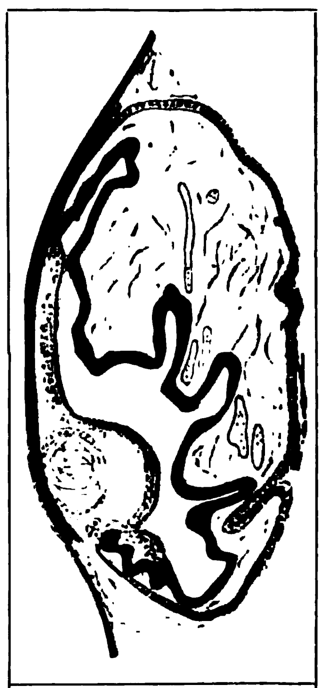


Abb. 722. Auge des Tiefseefischs Cetomimus gilli. Stark vergr. Nach Brauer.

Im allgemeinen können nur Tiere, welche von vornherein gut entwickelte Riech- und Tastorgane besitzen, zu Dunkeltieren werden. Von extremen Sehtieren sind z. B. nur ganz wenige Tintenfische und Vögel zu Dunkelformen geworden. Während des Lebens im Dunkeln findet eine Steigerung der Leistungsfähigkeit der Geruchs- und Tastorgane statt.

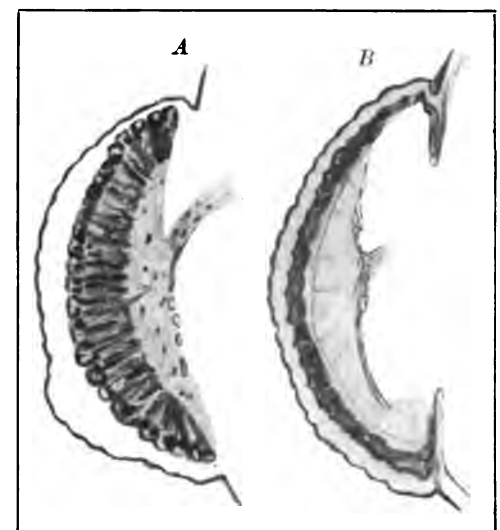


Abb. 723. Degeneration des Auges bei den Termitenköniginnen (bei Eutermes chaquimayensis Holmgr.).
A Längsschnitt durch das Auge einer jungen Königin, B Längsschnitt durch das Auge einer alten Königin, die schon lange im Dunkeln lebte. Nach Holmgren.

Die Tiefsee lehrt uns aber auch zahlreiche Tiere kennen, die wohlentwickelte Augen besitzen. Ja, wir sind oft überrascht durch die mächtige Entwicklung und den komplizierten Bau, welchen die Augen solcher Tiefseebewohner aufweisen können. So finden wir Krebse mit enorm vergrößerten Augen; dasselbe gilt für Tintenfische, Haie und Knochenfische. Untersucht man solche Augen auf ihren feineren Bau, so kann man bei ihnen gewisse gemeinsame Merkmale feststellen. Der optische Apparat pflegt, wie vielfach schon seine Dimensionen andeuten, sehr lichtstark zu sein; der Bau des nervösen Apparates läßt erkennen, daß die betreffenden Tiere befähigt sind, im schwachen Dämmerlicht noch Bilder von Gegenständen wahrzunehmen, daß deren relative Lichtstärke aber auf Kosten der Deutlichkeit gewonnen ist. Das lichtdämpfende Pigment ist in diesen Augen oft stark vermindert. Die Augen solcher Tiere sind vielfach in ihrem Hintergrund mit einem sogenannten Tapetum lucidum versehen, welches ihre Fähigkeit zur Ausnützung schwachen Lichtes wahrscheinlich steigert, jedenfalls ihren Augen einen merkwürdigen phosphoreszierenden Glanz verleiht. Dieser ist dadurch erzeugt, daß die von dem optischen Apparat konzentrierten Lichtstrahlen vom Tapetum reflektiert werden.

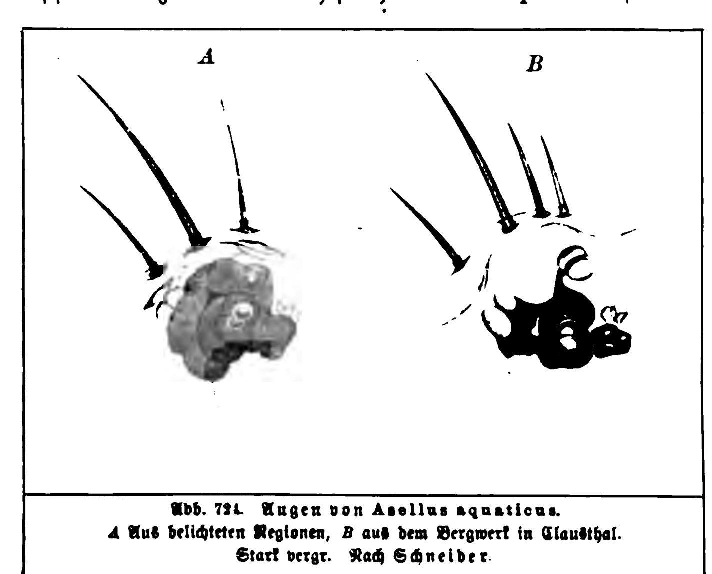


Abb. 724. Augen von Asellus aquaticus.
A Aus belichteten Regionen, B aus dem Bergwerk in Clausthal. Stark vergr. Nach Schneider.

Solche Augen entsprechen vollkommen denjenigen, welche wir auch bei Landtieren als Dämmerungsaugen kennen lernen. Ganz entsprechend gebaute Augen finden wir bei nächtlichen Insekten, also z. B. Nachtschmetterlingen und Eintagsfliegen, bei nächtlichen Vögeln, wie bei den Eulen, und nächtlichen Säugetieren, wie vielen Katzen. Wir werden gleich nachher von der Unterscheidung zwischen Tag-, Dämmerungs- und Nachttieren hören. Auch die Nachttiere sind durch ihre

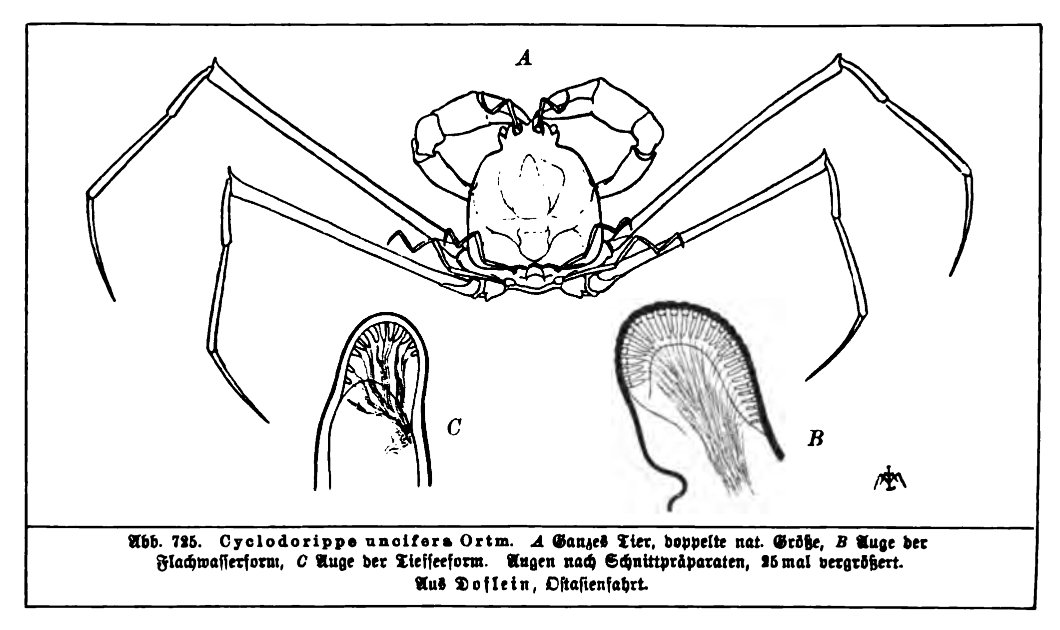


Abb. 725. Cyclodorippe uncifera Ortm. *A* Ganzes Tier, doppelte nat. Größe, *B* Auge der Flachwasserform, *C* Auge der Tiefseeform. Augen nach Schnittpräparaten, 25 mal vergrößert. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Augen nicht in den Stand gesetzt, bei völliger Dunkelheit zu sehen; sie sind nur befähigt, sehr schwaches Licht noch auszunützen.

So können wir denn auch bei den mit Dämmerungsaugen versehenen Tiefseetieren annehmen, daß sie in ihrem Lebensbezirk noch unter dem Einfluß des Lichtes stehen müssen. Tatsächlich hat es sich bei vielen Untersuchungen herausgestellt, daß jene mit wohlentwickelten Augen versehenen Tiefseetiere hauptsächlich die Dämmerzonen der mittleren Tiefen bewohnen. Bei manchen Formen, welche in größeren Tiefen gefangen wurden, dürfen wir annehmen, daß sie entweder periodisch in belichtete Zonen aufsteigen oder doch einen großen Teil ihrer Entwicklungszeit in diesen verbracht haben. Wir dürfen aber ferner annehmen, daß die Augen jener Tiefseetiere auch auf eine besondere Lichtquelle berechnet sind, welche fast ausschließlich im Meere zur Geltung kommt. Sehr viele Meerestiere besitzen ähnliche Leuchtorgane, wie wir sie früher bei den Leuchtinsekten (S. 449) zu erwähnen hatten. Das Leuchten ist stets auf einen Leuchtstoff zurückzuführen, welcher bei den leuchtenden Protozoen in Form öliger Tropfen im Protoplasma des einzelligen Körpers auftritt. Bei Cölenteraten und niederen Würmern sowie bei der Mehrzahl der leuchtenden Mollusken wird der Leuchtstoff von besonderen Drüsenzellen produziert; von ihnen aus breitet er sich entweder über die Oberfläche des Körpers aus oder er wird in das umgebende Wasser ausgespritzt. Letzteres geschieht auch noch bei gewissen Krebsen. Die leuchtenden Formen unter den höchststehenden Tieren, d. h. unter den Anneliden, den Crustaceen, den Cephalopoden und Fischen, besitzen jedoch besondere eigenartig gebaute Leuchtorgane (Abb. 728). Auch in ihnen wird jeweils im Innern des Organs durch drüsige Zellen ein Leuchtstoff produziert. Es scheint, daß in manchen Fällen ein besonderes Gebilde (Streifenkörper usw.) dazu dient, den Leuchtstoff auf einer möglichst großen Oberfläche auszubreiten. Manchmal tritt das sauerstoffhaltige Meerwasser direkt an den Leuchtstoff heran und verursacht so dessen oxydatives Leuchten. In anderen Fällen ist das Leuchtorgan vollkommen geschlossen, und es scheint, daß Blutgefäße ihm den nötigen Sauerstoff zuführen. Sehr regelmäßig sind Leuchtorgane durch einen Pigmentmantel von dem umgebenden Gewebe geschieden, so daß sie ihr Licht nur in einer Richtung entsenden können. Dies wird noch dadurch befördert, daß hinter dem Orte



Zu Tafel XVIII.

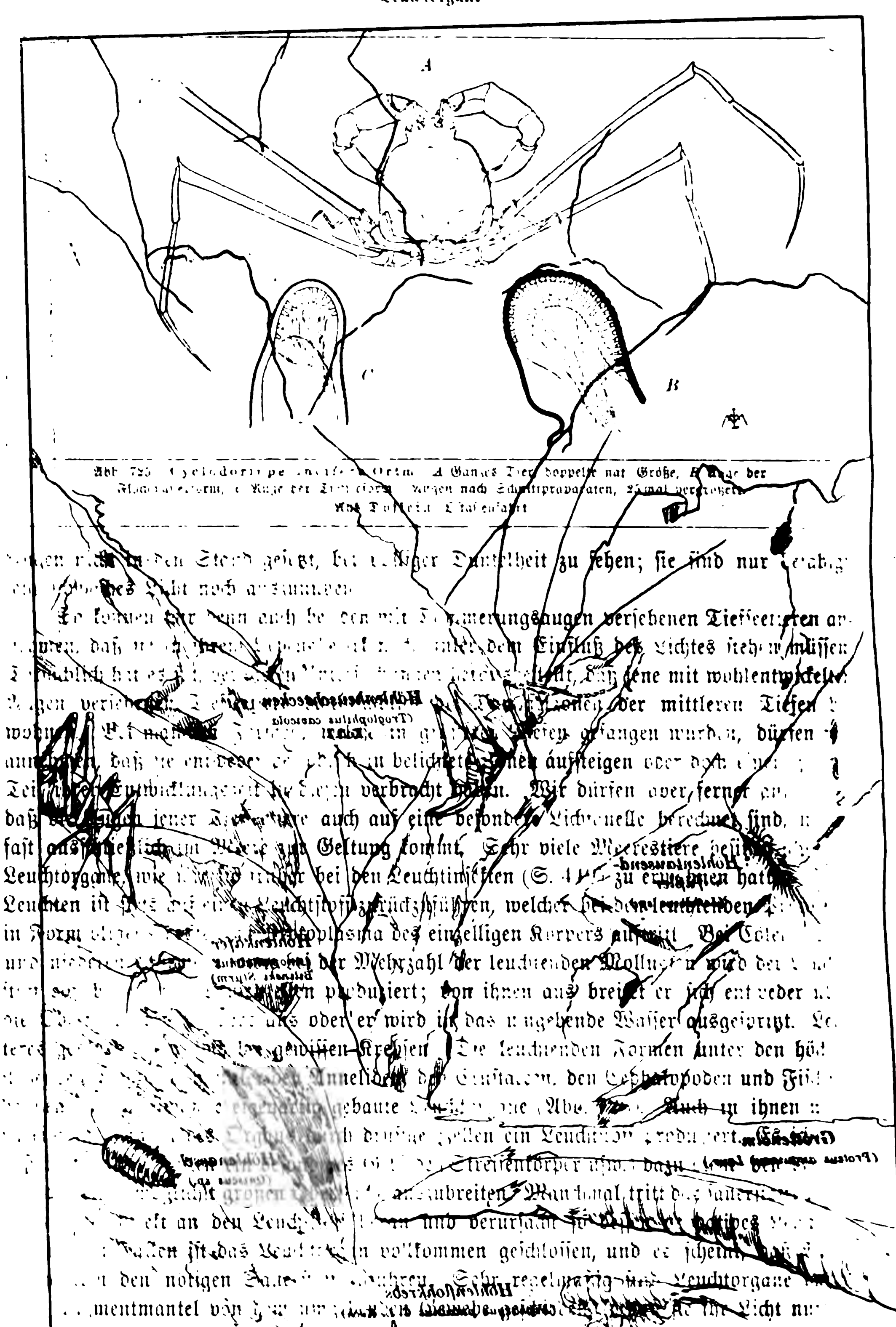


Abb. 725. Cyclodorippe [illegible] Ortm. A Ganzes Tier, doppelte nat. Größe, B Auge der [illegible]form, C Auge der [illegible] Augen nach Schnittpräparaten, 25mal vergrößert. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

[illegible] nicht in den Stand gesetzt, bei völliger Dunkelheit zu sehen; sie sind nur [illegible] [illegible] Licht noch wahrzunehmen.

So kommen wir denn auch bei den mit Dämmerungsaugen versehenen Tiefseetieren an[illegible], daß [illegible] unter dem Einfluß des Lichtes stehen müssen. [illegible] daß jene mit wohlentwickelten Augen versehenen [illegible] der mittleren Tiefen [illegible] wohl [illegible] gefangen wurden, dürfen [illegible] annehmen, daß sie entweder [illegible] belichtete Zonen aufsteigen oder doch einen Teil ihrer Entwicklungszeit [illegible] verbracht haben. Wir dürfen aber ferner an[illegible], daß die Augen jener Tiefseetiere auch auf eine besondere Lichtquelle berechnet sind, [illegible] fast ausschließlich im Meere zur Geltung kommt. Sehr viele Meerestiere besitzen Leuchtorgane, wie [illegible] bei den Leuchtinsekten (S. [illegible]) zu erwähnen hatten. [illegible] Leuchten ist [illegible] Leuchtstoff zurückzuführen, welcher bei den leuchtenden [illegible] in Form [illegible] Protoplasma des einzelligen Körpers auftritt. Bei Cölen[illegible] und niederen [illegible] bei der Mehrzahl der leuchtenden Mollusken wird der [illegible] [illegible] produziert; von ihnen aus breitet er sich entweder [illegible] [illegible] aus oder er wird in das umgebende Wasser ausgespritzt. Le[illegible] [illegible] bei gewissen Krebsen. Die leuchtenden Formen unter den hö[illegible] [illegible] Anneliden, den Crustaceen, den Cephalopoden und Fi[illegible] [illegible] eigenartig gebaute [illegible] Abb. [illegible]. Auch in ihnen [illegible] [illegible] Organ [illegible] drüsige Zellen ein Leuchtstoff produziert. [illegible] [illegible] Streifenkörper [illegible] dazu [illegible] [illegible] großen [illegible] auszubreiten. Manchmal tritt das [illegible] [illegible] an den Leucht[illegible] und verursacht so [illegible] [illegible] Fällen ist das Leuchtorgan vollkommen geschlossen, und es scheint [illegible] [illegible] den nötigen [illegible] Sehr regelmäßig sind Leuchtorgane [illegible] [illegible]mentmantel [illegible] Licht nur [illegible] [illegible]achtung entsenden [illegible] wird noch dadurch [illegible] daß hinter dem [illegible]

Höhlentiere.



der Lichtentwicklung reflektierende Schichten angeordnet sind. Linsenähnliche Bildungen konzentrieren häufig das Licht zu feinen Strahlenbündeln. Es scheint sogar, daß in manchen Fällen durch Vorschaltung durchsichtiger, gefärbter Schichten dem Licht des Leuchtorganes eine bestimmte Farbe verliehen wird. Das ist besonders für Tintenfische angegeben worden. Manche Leuchtorgane sind beweglich und können, indem sie abwechselnd freigelegt und hinter eine pigmentierte Wand zurückgezogen werden, ein intermittierendes Licht erzeugen. Nach meinen eigenen Beobachtungen produzieren verschiedene Tiefseetiere ein verschieden farbiges Licht; ich konnte hauptsächlich gelbgrünes, in einigen Fällen auch bläuliches, violettes und rötliches Licht beobachten.

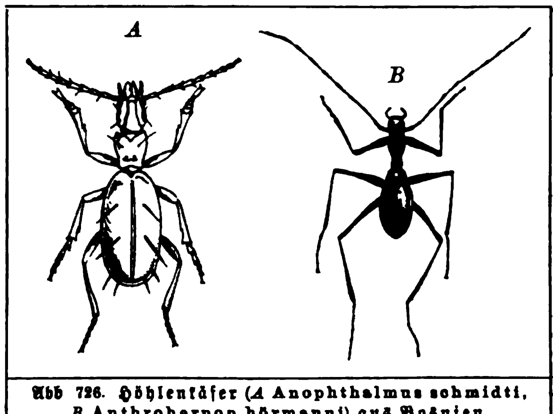


Abb. 726. Höhlenkäfer (*A* Anophthalmus schmidti, *B* Anthroherpon hörmanni) aus Bosnien. Vergr. 3mal. Nach Rabaud.

Das Licht mancher Leuchttiere ist sehr stark; wenn ihrer sehr viele auf engem Raum versammelt sind, so kann ein starkes, aber, mit dem Tageslicht verglichen, doch immerhin sehr mildes Licht die Umgebung erfüllen. Bei Nacht steigen viele Leuchttiere des Meeres an dessen Oberfläche empor und erzeugen unter Umständen das Phänomen des Meerleuchtens. Es können dann die Kämme der Wogen ein schillerndes Funkeln zeigen, welches außerordentlich eindrucksvoll ist. Sehr selten kommt es bei vollkommener Windstille zu einem so starken Meerleuchten, daß man an Bord eines Schiffes etwa den Eindruck eines schwachen Mondscheins bekommt. Man hat vielfach angenommen, daß in dem stillen Wasser der Tiefsee dauernd ein solches von Leuchttieren erzeugtes mildes Dämmerlicht herrsche. Dies scheint mir aber nach den Befunden der Tiefsee-Expeditionen nicht sehr wahrscheinlich zu sein. Ist in den tiefen Regionen die Menge der Tierarten und Tierindividuen schon keine sehr große, so ist unter ihnen die Zahl der leuchtenden Formen noch viel geringer. Will man der Wirkung der Leuchtorgane in jenen Zonen eine große Bedeutung zuschreiben, so wird man höchstens annehmen dürfen, daß dann und wann das Bild eines schwach bestirnten Himmels sich darbieten mag.

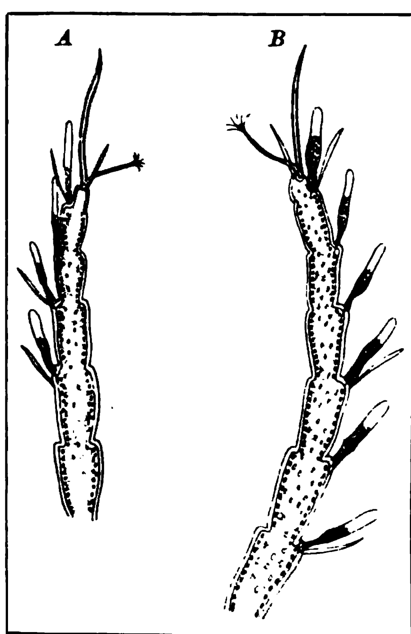


Abb. 727. Höhlenassel (Asellus cavaticus). Geschlechtlicher Dimorphismus der Geruchsantenne. *A* Weibchen-, *B* Männchenantenne, letztere mit acht Riechkolben, während bei Asellus aquaticus nur drei bis vier vorkommen. Stark vergr. Nach v. Kaulbersch.

Jedenfalls sind die Augen vieler Tiefseetiere vorzüglich zur Wahrnehmung der von Leuchtorganen ausgehenden Lichtblitze geeignet. So dürfen wir denn annehmen, daß in ihrem Leben ihre eigenen Leuchtorgane und diejenigen anderer Arten eine wichtige Aufgabe haben. Man hat den Leuchtorganen verschiedene Bedeutungen beigelegt, und wir dürfen wohl vermuten, daß sie, wie wir das auch von den

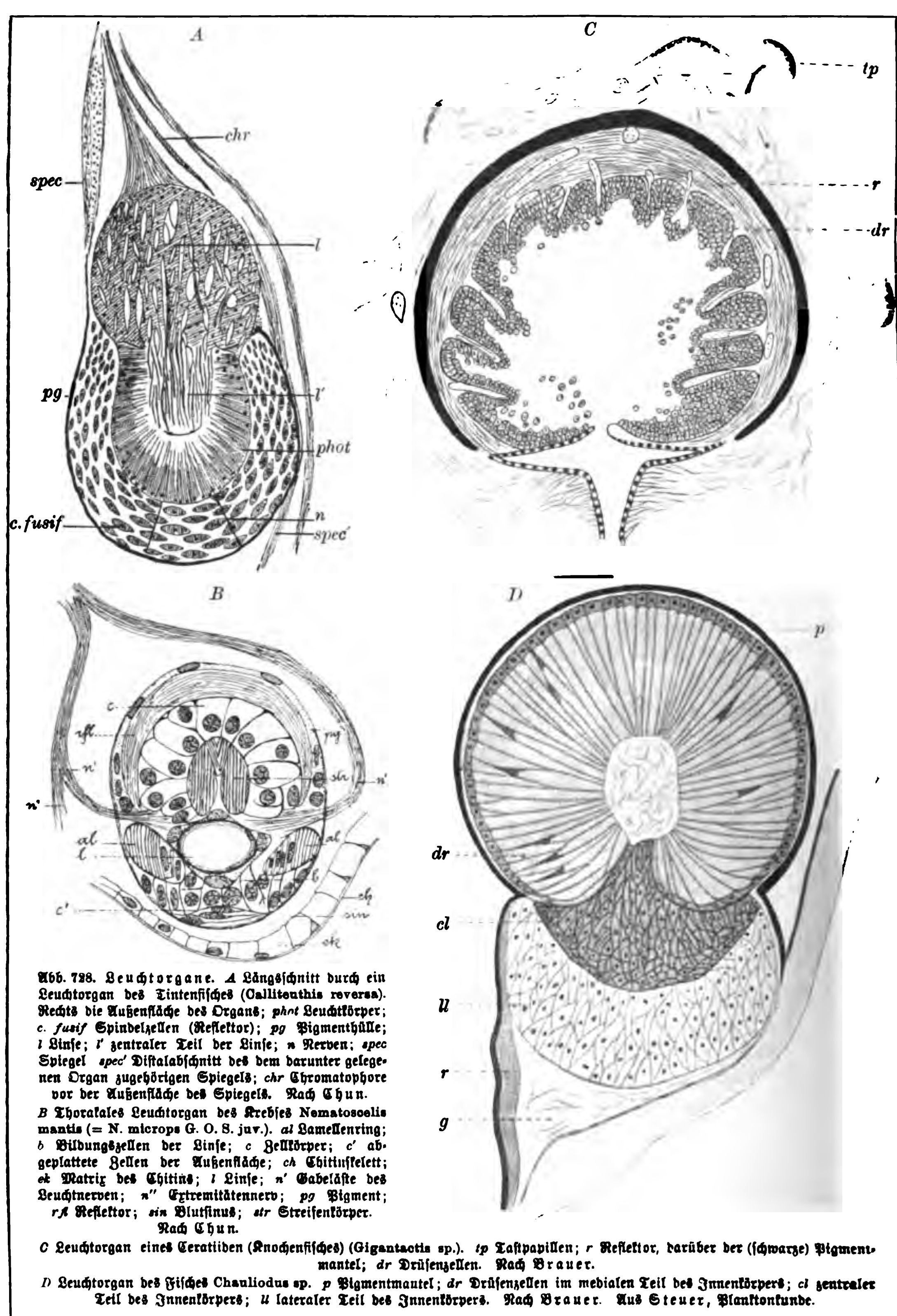


Abb. 728. Leuchtorgane. *A* Längsschnitt durch ein Leuchtorgan des Tintenfisches (Calliteuthis reversa). Rechts die Außenfläche des Organs; *phot* Leuchtkörper; *c. fusif* Spindelzellen (Reflektor); *pg* Pigmenthülle; *l* Linse; *l'* zentraler Teil der Linse; *n* Nerven; *spec* Spiegel *spec'* Distalabschnitt des dem darunter gelegenen Organ zugehörigen Spiegels; *chr* Chromatophore vor der Außenfläche des Spiegels. Nach Chun.

B Thorakales Leuchtorgan des Krebses Nematoscelis mantis (= N. microps G. O. S. juv.). *al* Lamellenring; *b* Bildungszellen der Linse; *c* Zellkörper; *c'* abgeplattete Zellen der Außenfläche; *ch* Chitinskelett; *ek* Matrix des Chitins; *l* Linse; *n'* Gabeläste des Leuchtnerven; *n''* Extremitätennerv; *pg* Pigment; *rfl* Reflektor; *sin* Blutsinus; *str* Streifenkörper. Nach Chun.

C Leuchtorgan eines Ceratiiden (Knochenfisches) (Gigantactis sp.). *tp* Tastpapillen; *r* Reflektor, darüber der (schwarze) Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen. Nach Brauer.

D Leuchtorgan des Fisches Chauliodus sp. *p* Pigmentmantel; *dr* Drüsenzellen im medialen Teil des Innenkörpers; *cl* zentraler Teil des Innenkörpers; *ll* lateraler Teil des Innenkörpers. Nach Brauer. Aus Steuer, Planktonkunde.

Farben der Tiere kennen gelernt haben, eine verschiedenartige Rolle zu spielen haben. Von manchen Leuchtorganen, wie sie in der Nähe des Mundes, im Gesicht oder auf Fortsätzen am Kopf z. B. bei räuberischen Fischen vorkommen, dürfen wir vermuten, daß sie zur Anlockung der Beute dienen. Andere Arten, so z. B. Krebse, welche bei Fluchtbewegungen einen Strahl von leuchtender Substanz hinter sich spritzen, mögen damit ihre Feinde erschrecken oder ablenken und im Leuchtorgan ein Schutzmittel besitzen. Viel größer wird aber die Bedeutung der Leuchtorgane für die Erkennung der Individuen der gleichen Art untereinander sein. Wie die Farben und Zeichnungen der am Licht lebenden Tiere, müssen sie beim Zusammenführen der beiden Geschlechter von Wichtigkeit sein. Ihr Vorkommen bei vielen geselligen Formen von Fischen und Cephalopoden weist uns darauf hin, daß sie in ähnlicher Weise wie die Signalflecken der landbewohnenden Herdentiere den Zusammenhalt des Schwarms erleichtern. Brauer hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß bei Tiefseefischen die Leuchtorgane am Körper eine ganz bestimmte Anordnung besitzen. Wenn wir nun bedenken, daß die Leuchtorgane verschieden groß sind, verschieden intensiv leuchten und eventuell sogar beim gleichen Tier ein verschiedenfarbiges Licht aussenden, so ergibt sich daraus eine sehr große Kombinationsmöglichkeit. Jede Fischart, und wahrscheinlich gilt das auch für Krebse und Tintenfische, wird durch die Anordnung, Form und Lichtproduktion ihrer Leuchtorgane in der Dunkelheit der Tiefenzonen ein sehr charakteristisches Bild darbieten, welches ihren Artgenossen erlaubt, sie genau von allen verwandten Formen zu unterscheiden.

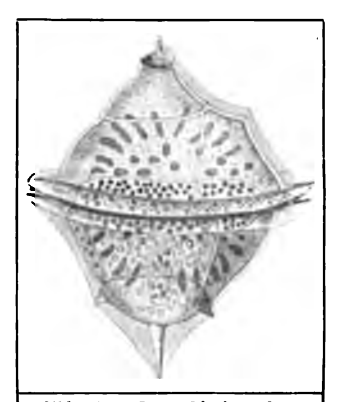


Abb. 729. Pyrodinium bahamense Plate. Einzelliger Organismus mit leuchtenden Öltropfen im Protoplasma. Nach Plate. Aus Steuer, Planktonkunde.



Abb. 730. Lycoteuthis diadema Chun von der Bauchseite. Aufnahme nach dem Leben mit den glänzenden Leuchtorganen. Nach Chun. Aus Steuer, Planktonkunde.

Wenn wir also auch annehmen, daß in der Tiefsee von Organismen erzeugtes Licht den Augen Reize zuführt, die für das Leben der Tiere von großer Bedeutung sind, so ist doch wohl kaum zu vermuten, daß dieses Licht allein genügt, um die Erhaltung der Augen bei den Tiefseebewohnern zu sichern. Es wäre sonst schwer zu begreifen, warum überhaupt frei lebende Tiefseetiere blind sein könnten. Ich bin daher geneigt anzunehmen, daß alle Tiefseetiere mit wohlausgebildeten Augen wenigstens einen Teil ihres Lebens in belichteten Regionen verbringen, wofür auch außer den von mir früher angeführten Tatsachen manche neue Befunde sprechen (vgl. S. 681).

Das Licht wirkt auf die Tierwelt in einem periodischen Wechsel. Überall auf der Erde mit Ausnahme der Polargegenden mit ihrem langen Tag und der langen Nacht, sowie der Tiefsee und anderen ständig dunkeln Gebieten wechseln während des ganzen Jahres Tag und Nacht beständig miteinander ab. Kein höheres Tier kann sich dem Einfluß dieses ewigen Wechsels entziehen. So sehen wir denn die Tiere in ihrem Verhalten dem Lichte gegenüber in zwei große Gruppen geteilt, in die Tagtiere und die Nachttiere,

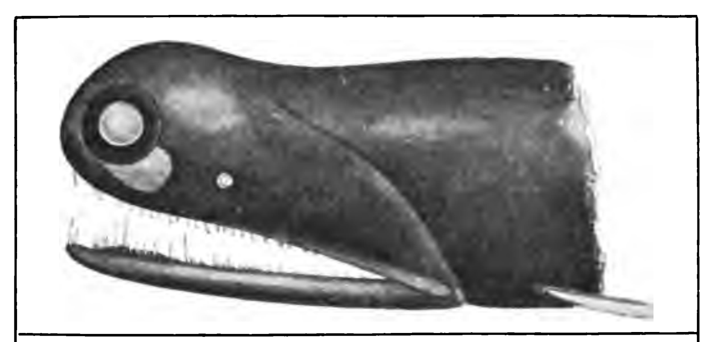


Abb. 731. Malacosteus indicus Günther mit zwei Paaren von Leuchtorganen. Das unter dem Auge gelegene Organ glänzt im Leben rubinrot; das hintere ist augenähnlich gestaltet, liegt in einer Grube und glänzt grün. Nach Chun. Aus Steuer, Planktonkunde.

Abb. 732. Dactylostomias ater Brauer. Nach Chun.

zwischen welchen vermittelnd die Dämmerungstiere stehen. Schon unter den niederen Tieren kennt man Formen, deren Lebenserscheinungen deutlich dem Wechsel von Tag und Nacht unterworfen sind. Bei allen Tieren wechseln Perioden der Tätigkeit mit solchen der Ruhe. Vielfach ist dieser Wechsel ein unregelmäßiger, sehr häufig sehen wir ihn aber mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfallen.

Chlorophyllhaltige niedere Tiere zeigen sich in ähnlicher Weise vom Licht abhängig, wie das für die Pflanzen gilt. Die durch das Licht bewirkte Periodizität im Stoffwechsel bei solchen pflanzenähnlichen Tieren bewirkt auch eine Periodizität der übrigen Lebenserscheinungen. Grüne Flagellaten und farbige Peridineen vermehren sich vielfach ausschließlich des Nachts, nachdem sie bei Tag Reservesubstanzen in ihrem Körper angehäuft haben.

Gewisse festsitzende Tiere zeigen nachts eine Ruhestellung, welche uns vermuten läßt, daß manche Funktionen des Körpers zu dieser Zeit aussetzen. Aktinien z. B. ziehen sich des Nachts zusammen, um sich bei Tag wieder zu entfalten. Wenn wir höher in der Tierreihe aufsteigen, so finden wir ganz allgemein bei denjenigen Formen, welche für ihre Lebensfunktionen, besonders für die Aufsuchung der Nahrung, auf ihre Augen angewiesen sind, ein verschiedenes Verhalten bei Tag und bei Nacht. Solche Tiere, deren chemische Sinne gegenüber dem Lichtsinn höher ausgebildet sind, zeigen sich von dem Wechsel zwischen Tag und Nacht viel weniger abhängig.

Erst bei den Tieren mit einem höher ausgebildeten Nervensystem bezeichnen wir den Zustand während der inaktiven Periode des Tages als Schlaf. Wir haben allen Grund, anzunehmen, daß bei Mollusken, speziell den Cephalopoden, höheren Crustaceen, bei Insekten, Spinnentieren und unter den Wirbeltieren bei Fischen, Amphibien und Reptilien ein Zustand vorkommt, welcher dem Schlaf der Vögel und Säugetiere entspricht. Unter den Insekten sind es vor allem die höheren Formen, welche man schlafend beobachten kann.

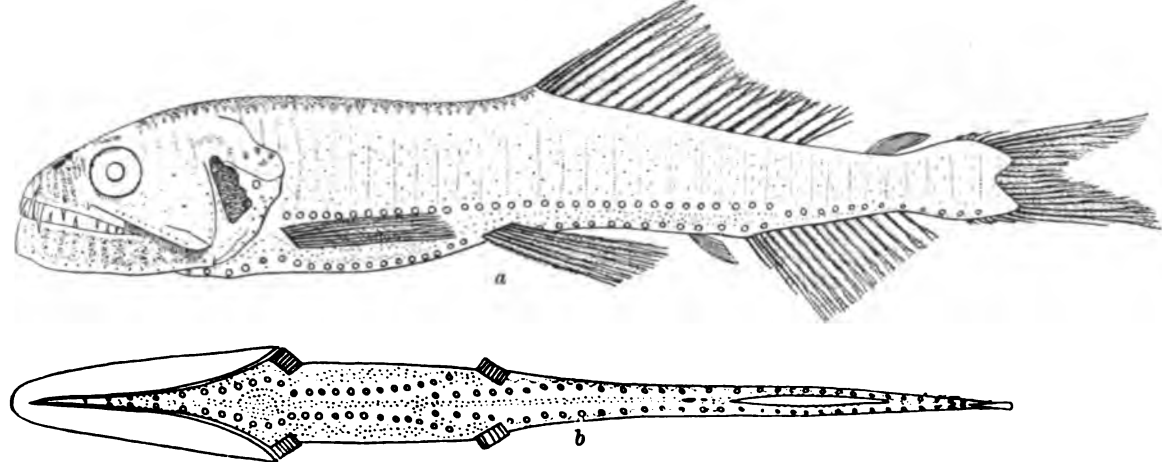


Abb. 783. Batylychnus cyaneus Brauer. Nach Brauer. Aus Steuer, Planktonkunde.

Bienen, Hummeln, Wespen und Ameisen schlafen oft in besonderen, sehr charakteristischen Stellungen. So findet man Raubwespen, z. B. die früher mehrfach erwähnte Sandwespe (Ammophila), mit den Mandibeln an Grashalmen angeklammert, während der Körper schlaff herabhängt. Solitäre Bienen, insbesondere deren Männchen, schlafen des Nachts in den Kronen von glockenförmigen Blumen, in hohlen Stengeln oder an sonstigen geschützten Orten. Die sozialen Insekten schlafen meist in ihren Bauten, so auch die solitären Wespen oft in den angefangenen Zellen; Philantus punctatus baut sich nach Peckham sogar eine besondere Schlafhöhle. Gewisse tropische Bienen bilden sogar auf Bäumen ungeheure Schlafversammlungen, wie wir sie früher bei Vögeln kennen gelernt haben (S. 689). Ein Baum, auf den sie sich niedergelassen haben, soll aussehen wie mit Blüten bedeckt. Daß bei den Insekten das Licht eine wichtige Rolle bei der Abwechslung von Aktivität und Ruhe spielt, können wir z. B. aus dem Benehmen der sozialen Formen entnehmen. Wespen und Ameisen ziehen sich zur Ruhe in ihre Nester zurück, wenn eine dunkle Wolke die Sonne verhüllt. Hummeln und Ameisen sieht man bisweilen in mondhellen Nächten arbeiten. Die Bienen pflegen von sehr früh morgens bis spät in der Dämmerung zu fliegen, während die sehr licht- und wärmebedürftigen Raubwespen selbst im Hochsommer erst zwischen neun und zehn Uhr ans Tagewerk gehen und sich schon um fünf Uhr zurückziehen. Viele Bienenarten halten übrigens nach Friese in den heißesten Tagesstunden, zwischen zwei und vier Uhr nachmittags, eine Ruhezeit.

Die Fische sieht man während des Schlafes ruhig, fast bewegungslos im Wasser stehen; oft sind sie dabei an einen Stein oder anderen Gegenstand gelehnt; Bodenformen liegen am Boden, oft mit dem Kopf gegen die Strömung gewendet. Kiemendeckel und Flossen werden kaum merklich bewegt. Nach Verrill liegt Tautoga onitis sogar beim Schlaf auf der Seite. Julis wühlt sich nach Eisig in den Sand. Amphibien und Reptilien sind, während sie schlafen, vielfach leicht zu beobachten, da sie in der Sonne liegend ruhen. Bei ihnen zeigen sich schon dieselben Anzeichen des Schlafes wie bei den höchsten Tieren. Die Aufnahmefähigkeit für Sinneseindrücke und die Fähigkeit zu willkürlichen Muskelbewegungen sind unterbrochen, während die automatischen Funktionen, also die Pulsation im Herz und Gefäßsystem, die Verdauungstätigkeit im Darm, die Atmung und die reflektorischen Bewegungen unbehindert erfolgen. Bei den höheren Wirbeltieren insgesamt ist der Schlafzustand auch dadurch gekennzeichnet, daß die Augen durch mehr oder minder

vollkommenen Verschluß, vermittelst Nickhaut und Lid außer Tätigkeit gesetzt und geschützt sind. Auch bei den höheren Tieren ist, soweit Untersuchungen bisher darüber vorliegen, nachgewiesen, daß während des Schlafes eine Funktionsruhe im Organismus sich nachweisen läßt. Während der aktiven Periode des Tages sind viele Stoffe in den peripheren Organen des Körpers, also z. B. in den Drüsen und vor allem in den Muskeln verbraucht worden. Diese Stoffe werden während der Ruhezeit ersetzt.

Wie wir das vorhin von verschiedenen niederen Tieren gehört haben, so schlafen auch höhere Tiere oft in ganz charakteristischen Stellungen. Bei vielen ist der Körper zusammengezogen oder zusammengeringelt, so z. B. bei manchen Amphibien, Eidechsen und Schlangen. Schildkröten ziehen beim Schlaf Kopf, Schwanz und Extremitäten unter den schützenden Panzer zurück. Amphibien und Reptilien, welche durch Schutzfärbungen ausgezeichnet sind, also z. B. Laubfrösche, Geckonen usw., schlafen dicht der Unterlage angeschmiegt oft mit abgespreizten Extremitäten und nützen in dieser Weise ihre Schutzfärbung in vollkommener Weise aus.

Die meisten Vögel stecken beim Schlaf den Kopf unter die Flügel; alle Baumvögel schlafen auf Bäumen, Felsenvögel auf Felsen, Sumpfvögel an erhöhten Punkten ihres Reviers auf dem Boden, Schwimmvögel vielfach schwimmend. So ist es z. B. bekannt, daß Gänse, Enten, Säger und Taucher schwimmend schlafen; um nicht durch den Wind oder Strömung an Land getrieben zu werden, rudern sie langsam mit dem einen Fuß, so immer einen Kreis beschreibend. Einige wenige Vögel, wie die Fledermaussittiche, schlafen an den Zweigen hängend mit dem Kopf nach unten. Bei allen Vögeln ist durch eine besondere Anordnung der Sehnen ein automatisches Zusammengreifen der Zehen bedingt; die Kraft liefert das Gewicht des Körpers, so daß die Vögel ohne aktive Muskelarbeit, die ja rasch zur Ermüdung führen müßte, ihren Ruhesitz umklammern. Besondere Schlafgewohnheiten der Vögel, soweit sie mit geselligen Neigungen derselben zusammenhängen, haben wir bereits früher (S. 691) besprochen.

Unter den Säugetieren schlafen die meisten Arten auf dem Boden liegend, so z. B. Raubtiere, Nagetiere, Insektenfresser usw. Höhlenbewohnende Formen ziehen sich zum Schlaf in ihre Schlupfwinkel zurück; viele Arten haben ein ständiges Nachtlager im Dickicht des Waldes, im Gebüsch, im Gras der Steppe oder auch in hohlen Felsen und Bäumen. Hunde und Wölfe bereiten sich im Gras der Steppe ein Lager, indem sie sich vor dem Niederlegen mehrmals herumdrehen und dadurch die Pflanzen zusammendrücken. Auch die meisten Huftiere schlafen im Liegen, wenn auch viele von ihnen, wie z. B. Pferde und Antilopen, im Stehen zu schlafen vermögen. Sie tun das vor allem in offener Steppe, wenn Gefahren drohen, indem sie sozusagen in Bereitschaftsstellung schlafen. Die Affen, soweit sie nicht Schlafnester bauen (vgl. S. 616), klammern sich im Schlaf an Baumäste oder hocken sich in Astgabeln nieder. Formen, welche wie die Nachtaffen Schutzfärbung besitzen, schmiegen sich der Rinde dicker Baumstämme dicht an. Auch andere Baumbewohner, wie z. B. Faultiere, Baumbeutler, Eichhörnchen, schlafen natürlich auf den Bäumen, die Faultiere, indem sie einfach an ihren langen Krallen, wie an Hacken, sich aufhängen. Bei Fledermäusen und Flughunden sind bekanntlich die Zehen der Hinterfüße zu Greifhacken umgestaltet, mit denen sich die Tiere beim Schlaf mit dem Kopf nach unten befestigen; ähnlich den Vögeln verbergen sie dann ihren Kopf, indem sie ihre breiten Flughäute über diesen und den Körper wie einen Mantel zusammenfalten. Die meisten Seesäugetiere können auf der Oberfläche des Wassers schwimmend schlafen. Wir haben das früher schon von den Pelzrobben erwähnt, es gilt auch für Walrosse, alle möglichen Ohrenrobben, See-

hunde und Sirenen. Allerdings gehen Seehunde gern zum Schlafen ans Land, besonders auf flache, isoliert gelegene Sandbänke; Ohrenrobben gehen jedoch fast niemals, die Pelzrobben, wie wir seinerzeit erfahren haben, nur in der Fortpflanzungszeit an Land. Auch die Wale müssen wohl an der Wasseroberfläche schlafen können; man findet auch in den Angaben der Walfänger vielfach berichtet, daß Wale im Schlaf überrascht worden wären. Wie jedoch Kükenthal angibt, ist das Schlafen der Wale nicht mit Sicherheit erwiesen, wenn es auch sehr wahrscheinlich ist.

Nicht alle Tiere haben ihre Ruhezeit während der lichtlosen Zeit, während der Nacht. Zahlreiche Tiere ruhen am Tag. Diese Formen, welche ihre aktive Periode während der Nacht haben, bezeichnen wir als Nachttiere. Es gibt solche in allen Gruppen der höheren Tiere. So können wir unter den Crustaceen speziell manche der das Land aufsuchenden Einsiedlerkrebse als Nachttiere bezeichnen. Coenobita rugosus, ein Paguride, der im Roten Meer häufig vorkommt, steigt nachts am Strande umher und, wenn man ein totes Tier auf die Korallenfelsen geworfen hat, so sammeln sich zahlreiche Individuen der Art um das Aas, und durch die stille Nacht hört man die von ihnen nachgeschleppten Schneckenschalen auf dem Felsen klappern. Auch der schon öfter genannte Kokosnußräuber (Birgus latro L.) ist ein nächtliches Tier. Viele am Tag im Sand eingewühlte Krebse, z. B. die Sandgarnelen (Crangon vulgaris) u. a., sind nächtliche Tiere, welche nachts aus dem Sand steigen und auf der Nahrungssuche umherschwimmen. Sie sind ein sehr charakteristisches Beispiel für die direkte Wirkung des Lichts, da sie bei jeder künstlichen Verdunkelung sofort aus dem Sand herauskommen. Unter den Insekten ist ja bekanntlich die Mehrzahl der Schmetterlinge bei Nacht lebhafter als am Tag. Wir bezeichnen sie als Nachtschmetterlinge und stellen sie der relativ kleineren Gruppe der Tagschmetterlinge gegenüber. Viele Käfer sind Nachttiere; ich brauche nur an manche Mistkäfer und die Maikäfer, welche bei Nacht fliegen, an manche Laufkäfer oder an die Leuchtkäfer zu erinnern. Auch unter den übrigen Insektengruppen gibt es ausgesprochene Nachttiere, wie z B. die Zikaden, viele Grillen, die Stechmücken, manche Eintagsfliegen, Trichopteren und viele andere. Von den Spinnentieren ist die Mehrzahl der Skorpione, sind ferner die Troguliden sowie die Theraphosiden, die Verwandten der Vogelspinnen, von nächtlicher Lebensweise. Nächtliche Mollusken kennen wir nur wenige; einige Tintenfische sind als solche zu bezeichnen. Doch ist es bei Wassertieren sehr schwer, eine Entscheidung zu treffen, ob es sich um eigentliche Nachttiere handelt. Viele Wassertiere, welche in dämmerigen Zonen des Wassers leben, steigen entweder regelmäßig oder zu gewissen Zeiten des Nachts an die Oberfläche empor. Immerhin zeigen die Beobachtungen in Aquarien, daß manche von ihnen bei Tag ruhen und bei Nacht lebhaft werden. Es gilt dies z. B. für manche Haie, ferner für gewisse Knochenfische, so z. B. die Schleien des Süßwassers. Solche nächtliche Wassertiere werden vielfach in ähnlicher Weise, wie wir das auch von den Nachtschmetterlingen kennen, durch grelles Licht angelockt, so daß man sie bei Fackelschein leicht fangen kann. Unter den Amphibien sind viele Frösche, besonders Laubfrösche und die Baumfrösche der Tropen, Nachttiere. Die Ochsenfrösche und viele Krötenarten beleben des Nachts die Wälder. Das nächtliche Konzert, welches jedem Tropenreisenden unvergeßlich in der Erinnerung bleibt, ist zum großen Teil von stimmbegabten Amphibien veranstaltet. Reptilien mit nächtlicher Lebensweise sind außer einigen Schildkröten und nächtlichen Schlangen die Krokodile und manche Eidechsen; so z. B. die früher schon wegen ihres nächtlichen Insektenfangs und ihrer bei Tag wirksamen Schutzfärbung erwähnten Nachtgeckonen. Nachtvögel sind die eulenähnlichen Raubvögel, die Ziegenmelker und einige tropische Vogelgruppen. Unter den Säugetieren sind wegen des hervorragenden Geruchssinnes die Nachttiere beson-

ders zahlreich; wir heben hervor: als niederstes Nachtsäugetier den Ameisenigel, die große Gruppe der Fledermäuse, unter den Zahnarmen das Erdferkel (Orycteropus), ferner die Nachtraubtiere, Katzen, Marder und ähnliche Formen, die Mehrzahl der Halbaffen und schließlich die Nachtaffen.

Die große Menge der übrigen Tiere sind Tagtiere; also die Mehrzahl der niederen Tiere, vor allem der Würmer, Mollusken, niederen Krebse, unter den Insekten die Libellen und ihre Verwandten, die meisten Käfer, vor allem die Prachtkäfer, Blatthorn- und Bockkäfer, die Mehrzahl der Fliegen und Hymenopteren sowie die Tagschmetterlinge. Fast alle echten Spinnen sind Tagtiere, das gleiche gilt für die Knochenfische, Amphibien, Reptilien und Vögel. Unter den Säugetieren sind große Gruppen, wie die Huftiere, fast ausschließlich aus Tagtieren zusammengesetzt; ferner gehören die meisten Hunde, Bären, Seesäugetiere, die Gürteltiere unter den Zahnarmen, die Känguruhs unter den Beuteltieren usw. hieher.

Gehen wir aber genauer auf die Einzelheiten ein, so können wir feststellen, daß vielfach nahe verwandte Tiere sich dem Wechsel von Tag und Nacht gegenüber ganz verschieden verhalten. Wir sehen nicht nur in größeren Gruppen einzelne Abteilungen, wie die Tag- und Nachtschmetterlinge sich gegenüberstehen, sondern auch innerhalb der Gruppen machen einzelne Individuen eine Ausnahme. So fliegen manche Schmetterlinge aus der Gruppe der Heteroceren bei Tag, z. B. unter den Schwärmern das Taubenschwänzchen (Macroglossa stellatarum L.), unter den Spinnern Aglia tau L., unter den Eulen die Gamma-Eule (Plusia gamma L.). Solche Abweichungen können in der inneren Organisation der Tiere begründet sein; es können aber auch äußere Verhältnisse sie veranlassen; im hohen Norden müssen alle Tiere, also auch die nächtlichen Formen, den langen Polartag ausnützen. Es arbeiten dort nicht nur, wie Friese nach Wahlberg angibt, die Hummeln in den hellen Sommernächten, während deren die übrigen Taginsekten ruhen, ununterbrochen weiter, sondern man sieht bei Tag auch die wenigen vorkommenden Nachtschmetterlinge im hellen Sonnenschein umherfliegen, die Laufkäfer auf Raub ausziehen. Das gleiche gilt für die Schneeeule. Aber auch in unseren Breiten sieht man Nachttiere gelegentlich zu anderen Gewohnheiten übergehen. So pflegen in mäusereichen Jahren die Waldohreulen bei Tag zu jagen. Natürlich stellt sich aber bei den Tieren polarer Regionen auch während des langen Sommertags im üblichen Rhythmus das Bedürfnis nach Ruhe ein, so daß die Tagtiere doch vielfach bei hellem Sonnenschein ihre regelmäßige Hauptruhe abhalten.

Wir sahen vorhin, daß nicht nur höhere Tiere einen Wechsel zwischen einer tätigen und einer ruhenden Periode entsprechend dem Wechsel von Tag und Nacht erkennen lassen. Bei solchen Tieren scheinen zum Teil verschiedene Stoffwechselvorgänge oder sonstige Begebenheiten an den Zellen des Körpers von dem periodischen Wechsel von Tag und Nacht abhängig zu sein. Nach Untersuchungen von Gamble und Keeble kommt bei der kleinen Garnele Virbius varians ein periodischer Farbwechsel vor. Wir haben früher S. 409 von diesem Tier gehört, daß es in Anpassung an den Untergrund die verschiedenartigsten Färbungen und Zeichnungen annehmen kann. Bei Nacht jedoch sind alle Individuen gleichmäßig blau. Der blaue Farbstoff ist in dem ganzen Körper, auch in den Geweben, ausgebreitet; nach neueren Untersuchungen von Bauer hängt sein Auftreten mit gewissen Phasen des Fettstoffwechsels zusammen. Es wäre also hier ein wichtiger Teil des Stoffwechsels von dem Wechsel zwischen Tag und Nacht abhängig. Entsprechende Beobachtungen über periodischen Farbwechsel wurden von Gamble und Keeble bei Praunus und Zoëa-Larven von Palaemon, von Degner bei Crangon vulgaris gemacht. Einen ähnlichen Wechsel im Aussehen des Tieres hat Schleip bei der Stabheuschrecke Dixippus morosus nachgewiesen

(vgl. Abb. 339 S. 387). Dieses Tier wird bei Nacht dunkel, um sich bei Tag wieder aufzuhellen. Die Farbänderung beruht auf einer Wanderung des Pigments in den Zellen der Hypodermis, ohne daß eine Mitwirkung des Nervensystems in Frage käme. Nach Verrill kommt auch bei Fischen und dem Tintenfisch Loligo solche nächtliche Farbenänderung vor. So gibt Verrill an, daß bei vielen Fischen nachts die Färbung dunkler wird, z. B bei Salvelinus fontinalis, Serranus furosus, Prionotus palmipes, P. evolans, während bei Formen mit Streifung oder Fleckung diese stärker hervortritt, z. B. bei Fundulus, Menticirrus nebulosus, Flundern und Schollen. Bei Stenotomus chrysops verwandelt sich gar des Nachts die silberige und irisierende Tagfärbung in ein dunkles Bronze mit sechs schwarzen Querbändern. Ähnliches kommt bei Monacanthus vor. Auch der Tintenfisch Loligo pealei, welcher sich beim Schlaf in eigentümlicher Weise auf Schwanz oder Tentakeln stützt, ist nachts dunkler gefleckt.

Für den großen Einfluß, den der Wechsel von Tag und Nacht auf die Lebenserscheinungen der Tiere ausüben muß, sprechen ferner Beobachtungen an Parasiten von Säugetieren, welche wie die Malariaparasiten und die Blutfilarien in ihrer Vermehrung und ihrer Aktivität eine deutliche Abhängigkeit vom 24-Stundenrhythmus zeigen.

In charakteristischer Weise durch das Licht beeinflußt sind auch gewisse periodische Bewegungen der Tiere. Vor allem bei den im Wasser schwebenden Tieren des Planktons hat man einen deutlichen Einfluß der Tag- und Nachtperiode beobachten können. Im Meer ist der viel größere Reichtum des Oberflächenplanktons in der Nacht auf das Aufsteigen von Tieren aus tieferen Schichten zurückzuführen. Wenn das Tageslicht sich gegen Morgen verstärkt, sinken die betreffenden Formen wieder in die Tiefe. Diese periodischen Wanderungen der Planktontiere sind zuerst von Chun für Meerestiere, später von Hofer für das Plankton unserer Süßwasserseen nachgewiesen worden. Trotz vieler Beanstandungen scheint es doch zuzutreffen, daß solche periodische Wanderungen bei vielen Tierformen vorkommen. Sie stehen jedenfalls im Zusammenhang mit der Tatsache, daß die Tiere sich an eine bestimmte Lichtintensität anpassen und stets bestrebt sind, eine Zone, in welcher die betreffende Intensität vorhanden ist, aufzusuchen. Walter hat gezeigt, daß in den polaren Gebieten z. B. mit dem Golfstrom eingewanderte südliche Tierformen auch während des langen Polartags diese periodischen vertikalen Wanderungen beibehalten. Es wird dies wohl nicht auf eine mnemische Wirkung des früheren Rhythmus (vgl. S. 766) zurückzuführen sein, sondern auf die Verminderung der Intensität des Lichts in den oberflächlichen Wasserschichten, wenn abends die Sonnenstrahlen unter sehr spitzem Winkel auffallen und zum großen Teil reflektiert werden.

Diese periodischen Wanderungen der Planktontiere hängen mit den besonderen Beziehungen zum Licht zusammen, welche für die einzelnen Tierarten charakteristisch sind. Viele Tiere vermögen sich an Licht von sehr verschiedener Intensität anzupassen, wir nennen sie euryphotisch; ihnen stehen die Tiere gegenüber, welche an ganz bestimmte Grenzwerte der Lichtintensität gebunden sind und sich extremen Schwankungen nicht anzupassen vermögen, die stenophotischen Tiere. Während die Tagtiere meist euryphotisch sind, ist die Mehrzahl der typischen Dämmerungs- und Nachttiere stenophotisch. Die Anpassung an verschiedene Lichtintensitäten geschieht meistens durch Verschiebung der Augenpigmente, aber es kommen dabei auch andere Faktoren in Betracht.

Euryphotische Tiere können sich an eine bestimmte Lichtintensität anpassen, welche dadurch für sie vorübergehend zum Optimum wird. Dieses Optimum streben die betreffenden Tiere zunächst immer wieder aufzusuchen; sind sie aber gezwungen, längere Zeit in einer abweichenden Lichtintensität zu verweilen, so passen sie sich an diese an, welche nunmehr für sie zum Optimum wird.

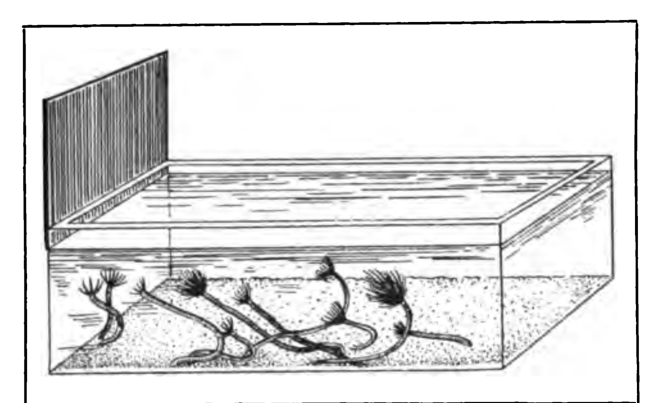
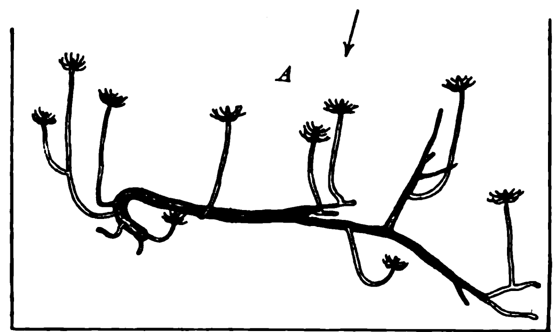


Abb. 734. Heliotropismus bei dem Röhrenwurm Spirographis spallanzani. Das Licht fällt nur von links unterhalb des dunkeln Schirms in das Aquarium. Alle Würmer krümmen sich so, daß die Symmetrieachse ihres Kiemenkranzes in die Richtung der Lichtstrahlen fällt, und bleiben in dieser Stellung, solange die Richtung der Lichtstrahlen sich nicht ändert. Nach Loeb.

Manche Tiere lieben die Sonne und suchen stark belichtete Stellen mit Vorliebe auf; das gilt z. B. für die Mehrzahl der beschuppten Reptilien, während die Salamander und andere Amphibien schattenliebende Tiere sind. Es liegen noch kaum Experimente vor, aus denen hervorginge, daß im Verhalten zum Licht bei den Tieren ähnliche Gesetzmäßigkeiten vorliegen wie im Verhalten zum Salzgehalt des Mediums und zur Temperatur. Es ist dies aber sehr wahrscheinlich. Neuere Versuche von Sečerow zeigen jedenfalls, daß bei lichtliebenden Tieren, z. B. Reptilien, das Eindringen des Lichtes durch die Schuppen und durch Pigmentlagen erschwert ist, während bei den schattenliebenden Salamandern relativ mehr Licht ins Innere des Körpers dringt. Welche Gesetzmäßigkeiten diesen Tatsachen zugrunde liegen, können wir jetzt noch nicht übersehen.

Soweit wir bis jetzt wissen, suchen unter den niederen Tieren viele Polypen und Aktinien, viele Würmer, Muscheln und Schnecken mit Vorliebe Orte mit geringerer Belichtung auf; unter den Landtieren gilt dies für viele Tausendfüßler, Landschnecken, Insekten, welche im Boden und unter Steinen wohnen. Vielfach können wir während der Entwicklung der Tiere eine Umkehr in ihrem Verhalten zum Licht feststellen, z. B. wenn Insektenlarven, die sich während der Freßperiode am Licht aufhielten, zur Verpuppung dunkle Orte aufsuchen, sich z. B. in der Erde verkriechen.

Diese Erscheinungen sind von der Reizbarkeit der Tiere durch Licht abhängig. Im ersten Band haben wir schon erfahren, daß Tiere auf Licht reagieren können, einerlei, ob sie Augen besitzen, oder ob solche bzw. sie ersetzende Lichtsinneszellen nicht vorhanden sind. Der Erfolg des Lichtreizes wird uns durch Bewegungen des Tiers, Zusammenzucken, Flucht usw. erkennbar. Nun reagieren nicht wenige Tiere auf Lichtreiz durch ganz bestimmt gerichtete Bewegungen. Wir fassen die hierher gehörigen Erscheinungen unter dem Namen des **Phototropismus** zusammen. Sie sind für das Verständnis vieler Lebenserscheinungen von großer Bedeutung.



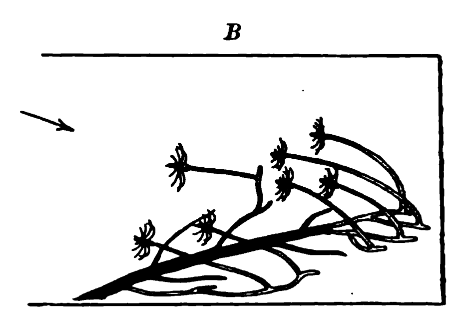


Abb. 736. Heliotropismus bei dem Hydroidpolypen Eudendrium. *A* heliotropische Einstellung zu senkrecht von oben einfallendem Licht, *B* heliotropische Krümmung zu seitlich einfallendem Licht. Nach Loeb.

Wie bei den Pflanzen, so finden wir bei vielen festsitzenden Tieren durch Wachstum bedingte Bewegungen, welche eine bestimmte Einstellung des Tierkörpers zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen zur Folge haben. So wachsen, wie zuerst J. Loeb nachgewiesen hat, Hydroidpolypen, z. B. Eudendrium, mit ihren Polypenköpfchen dem Licht entgegen. Ähnlich sind viele Röhrenwürmer, Muscheln, Bryozoen usw. stets in einer typischen Weise zum Licht eingestellt. Meist handelt es sich um positiven Phototropismus, indem gewisse Teile des Tierkörpers jeweils der Lichtquelle zugekehrt erhalten werden. Ändert man experimentell die Einstellung des Tiers zum Licht, so erfolgt durch stärkeres Wachstum an der dem Licht abgewandten Seite eine Wiederherstellung der normalen Stellung zum Licht. Auf den Phototropismus ist die gleichmäßige Richtung der Einzelindividuen, welche die Rasen und Bänke sessiler Tiere im Wasser so auffällig macht, hauptsächlich zurückzuführen.

Von diesen Erscheinungen des durch Wachstum bedingten Phototropismus pflegt man die durch aktive Bewegung des Tiers bewirkte Einstellung zur Richtung der Lichtstrahlen als Phototaxis zu unterscheiden. Auch sie kann positiv und negativ sein. Der Reiz wird bei phototaktischen Tieren meist durch ein Lichtsinnesorgan, ein Auge, aufgenommen und hat eine stärkere Bewegung der einen Seite des Tieres zur Folge, bis eine Einstellung der Symmetrieebene des Tiers zum Licht bewirkt wird; ein phototaktisches Tier schwimmt demnach immer in bestimmter Richtung, je nachdem es positiv oder negativ phototaktisch ist, zur Lichtquelle hin oder von ihr weg.

Wir können hier nicht auf die Umwege eingehen, welche zur Erreichung dieses Zieles vielfach durch die komplizierte Organisation der Tiere bedingt werden. Wir müssen uns damit begnügen, hervorzuheben, daß viele Larven von Wassertieren, pelagische Krebse und überhaupt viele Planktontiere, aber auch Tiere des Benthos, Krebse, Fische, ferner Fischlarven phototaktisch sind. Auch bei Lufttieren kommt die gleiche Erscheinung vor, so bei Insekten, z. B. den Motten, Trichopteren, Mücken, die abends ins Licht fliegen.

Drittes Buch

Schluß

Die Zweckmäßigkeit im Tierbau und Tierleben und ihre Erklärungen

16. Kapitel.

Die zweckmäßigen Eigenschaften der Tierarten und ihre Entstehung.

In den beiden Bänden dieses Werkes haben wir an hundertfältigen Beispielen kennen gelernt, daß die Tiere zweckmäßig gebaut sind, daß ihre Organe zweckmäßig funktionieren, und daß die Tiere selbst zweckmäßige Handlungen ausführen. Diese Zweckmäßigkeit im Bau und Leben der Tiere stellt eines der großen Rätsel dar, um deren Lösung die Menschheit sich seit dem Altertum bemüht. Die Weltanschauung früherer Zeiten erblickte in ihm das Anzeichen der Einwirkung einer anderen Welt auf das natürliche Geschehen. Auch in der Gegenwart gibt es Richtungen in der Wissenschaft, welche an der Erklärung der organischen Zweckmäßigkeit verzweifeln. So wird von manchen angenommen, die Fähigkeit zweckmäßig zu reagieren, sei eine Grundeigenschaft der lebenden Substanz, unzertrennbar mit deren Wesen verknüpft. Sie unterscheide das Lebende von allem Toten, das Organische vom Anorganischen. Im ersten Band S. 15 wurden bereits die Grundlagen dieser vitalistischen Anschauungen dargestellt und kritisiert. Es wurde dort gezeigt, daß die Verfasser dieses Werkes nicht zu den Anhängern des Vitalismus gehören, obwohl sie zugestehen, daß weder der Vitalismus noch der Mechanismus auf Grund unserer heutigen Kenntnisse bewiesen oder widerlegt werden kann.

Würden wir entsprechend den vitalistischen Doktrinen annehmen, die Zweckmäßigkeit hafte allem Organischen im Gegensatz zum Anorganischen seit jeher als ihm innewohnende Eigenschaft an, so müßten wir damit die Theorie verknüpfen, daß das Leben seit jeher existierte, wohl auch, daß es auf der Erde von Anfang an vorhanden war. Es sei denn, daß wir zu der sehr unwahrscheinlichen Annahme greifen wollten, das Leben sei von außen, aus dem Weltall der Erde zugeführt worden (vgl. S. 780). Wir haben allerdings früher schon erörtert, daß die ersten Lebewesen, die primitivsten Formen, welche wir uns überhaupt vorstellen können, mit der Fähigkeit zweckmäßigen Reagierens ausgestattet gewesen sein müssen (S. 426). Aber auch bei ihnen stellten wir sie uns als erworbene Fähigkeit vor, als durch die Art der Kombination der den Körper zusammensetzenden Substanzen bedingt. Substanzen und Kräfte, die auch in der anorganischen Welt wirken, traten nach unserer Auffassung bei diesen Organismen zu neuen und eigenartigen Reaktionen zusammen.

Wer am Fortschritt unserer gesamten Naturanschauung mitarbeiten will, muß seine Fragestellungen auf eine der beiden angeführten Theorien basieren. Mir scheint die mechanistische Auffassung des Geschehens an den lebenden Organismen deswegen vorzuziehen, weil sie bisher in der Forschung am fruchtbarsten gewesen ist. Die immer größere Beherrschung der Naturvorgänge ist das große Ziel moderner Naturwissenschaft. Sie strebt danach, wie sie die chemischen und physikalischen Kräfte der Natur immer mehr zügeln und lenken lernt, so auch im Gebiete des Organischen durch Erforschung der Gesetze das



Geschehen zu beeinflussen. Wir haben in den letzten Kapiteln des zweiten Buches eine Reihe von Fällen kennen gelernt, in denen dies bereits gelungen ist, indem man bei der Anstellung der Versuche von der Annahme ausging, daß an den Tieren dieselben Kräfte wirksam sind wie in der ganzen übrigen Natur.

In der Einleitung zum ersten Band wurde dargelegt, welche Gründe uns dazu bestimmen, die Abstammung der gegenwärtig lebenden Tierarten von anders aussehenden und anders organisierten Vorfahren anzunehmen. Da wir im zweiten Band erfahren haben, unter wie verschiedenartigen Lebensbedingungen die Tiere existieren können, so müssen wir voraussetzen, daß jede Tierart bei ihrer Umwandlung neuen Verhältnissen entsprechend sich anzupassen vermochte, d. h. mit anderen Worten: die speziellen Zweckmäßigkeiten in Bau und Funktionen der Tierarten müssen mit ihnen entstanden sein. Jede Theorie, welche uns Aufschluß über die Entstehung der Tierarten geben soll, muß uns gleichzeitig über das „Wie" dieser Entwicklung aufklären. Tatsächlich liegt auch der Schwerpunkt jeder der großen Theorien über Abstammungslehre, welche Anklang gefunden hat, auf der Erörterung der Entstehung zweckmäßiger Anpassungen.

Das gilt schon für die erste derartige Theorie, welche so gut durchdacht und so weit auf Tatsachen gestützt war, daß sie eine ernsthafte Diskussion verdiente und auch erfuhr. Es ist das die von Jean Jacques de Lamarck im Jahre 1809 veröffentlichte Entwicklungstheorie. Manches von den Ideen Lamarcks hat sich als bleibend erwiesen und hat zum mindesten auf die Entwicklung der späteren Abstammungstheorien einen wichtigen Einfluß gehabt. Mehr noch von seinen Ideen mußte aus der wissenschaftlichen Diskussion wieder verschwinden, einmal weil, wie im ersten Band schon gesagt wurde, Lamarck seine Ansichten in dogmatischer Weise, wie es damals bei den Naturphilosophen üblich war, formulierte, ohne sie genügend begründen zu können; dann aber auch, weil ein genügendes Tatsachenmaterial damals noch nicht vorlag und infolge seiner vorwiegend beschreibenden und anatomischen Forschungsrichtung von Lamarck auch nicht neu beschafft werden konnte.

Zwei Teile der Lamarckschen Theorie haben vor allem Beachtung gefunden. Der erste derselben stellt eigentlich das Rückgrat seiner ganzen Anschauungen dar. Lamarck stellte sich vor, daß jedes im Leben eines Organismus oder eines Teiles desselben auftretende neue Bedürfnis die Tendenz zur Befriedigung dieses Bedürfnisses wachrufe. Der Versuch zur Befriedigung des Bedürfnisses führe zu Veränderungen des Organismus, die zu etwas Bleibendem würden, wenn die veränderte Lebenslage, die das Bedürfnis wachgerufen hatte, bestehen blieb. Schon die abstrakte Formulierung dieser Anschauung weist auf den Zusammenhang mit der damaligen Naturphilosophie hin. Im gegenwärtigen Zusammenhang interessiert uns am meisten, was wohl diese Theorie zur Erklärung der Zweckmäßigkeit in der organischen Welt nützen kann. Ein kurzes Nachdenken belehrt uns darüber, daß Lamarcks Theorie die Zweckmäßigkeit in der organischen Welt ohne weiteres als etwas Gegebenes annimmt. Er muß sich sogar die bei den zweckmäßigen Reaktionen wirksamen Kräfte als psychische Faktoren vorgestellt haben, welche das materielle Substrat der Tierkörper beeinflussen und lenken. Er dachte sich also an den lebenden Wesen Kräfte wirksam, welche wir in der unbelebten Natur nicht nachweisen können. In der neuesten Zeit sind die Ideen Lamarcks von einigen Forschern wiederaufgenommen worden, so z. B. von dem Zoologen Pauly. Dieser neu auferweckte Psycholamarckismus, wie er wohl mit Recht genannt wird, sucht zwar zum Teil die gleichen dirigierenden Kräfte, deren Wirkung an den Lebewesen er annimmt, auch in der anorganischen Welt nachzuweisen. Er gerät damit auf dieselben Abwege, welche seinerzeit verhinderten, daß die Theorie Lamarcks einen größeren Einfluß auf

das Denken seiner Zeitgenossen gewann. Der Psycholamarckismus nähert sich in seinen Anschauungen vitalistischen Ideen und teilt mit diesen die Eigenschaft, daß die Prämissen nicht experimentell und an der Hand des Tatsachenmaterials geprüft werden können. Da dieser Teil der Lamarckschen Theorie sich auf der Voraussetzung des zweckmäßigen Reagierens der lebenden Wesen aufbaut, so brauchen wir uns an dieser Stelle auf ihn ebensowenig einzulassen wie auf die früher erwähnten, sich mit ihm berührenden Annahmen.

Ein zweiter Teil der Lamarckschen Theorie verdient aber in weit höherem Grade sorgfältige Erwägung. Wir sahen vorhin, daß nach Lamarcks Annahme ein verändertes Bedürfnis zu einem veränderten Gebrauch eines Organs führen kann. Solche Fälle sind tatsächlich in der Natur bekannt. So hat denn schon im Anfang des vorigen Jahrhunderts seine Idee, daß die Ausbildung der verschiedenen Organe des Tierkörpers durch Gebrauch und Nichtgebrauch bewirkt werde, eingehende Beachtung gefunden und findet sie auch noch heute. Es ist eine unbestreitbare Erfahrung, daß die Organe der Tiere durch Gebrauch gestärkt, durch Nichtgebrauch geschwächt werden. Jeder von uns kann es an sich selbst erfahren, daß Übung seine Muskeln kräftigt und ihre Leistungsfähigkeit erhöht. Eine schwere Krankheit, welche gewisse Muskeln außer Tätigkeit setzt, belehrt uns ebenso überzeugend von ihrer Schwächung durch Nichtgebrauch. Die erhöhte oder herabgesetzte Leistungsfähigkeit ist in diesen Fällen auch von einer Veränderung in Größe und Aussehen der Muskeln begleitet. Jeder Mensch, welcher eine Tätigkeit ausführt, zu der ganz bestimmte Muskeln vorwiegend gebraucht werden, entwickelt diese Muskeln in besonderem Maße. Die enorm großen und starken Muskeln am rechten Oberarm der Schmiede sind ein bekanntes Beispiel für diesen Zusammenhang. In ähnlicher Weise lassen sich alle möglichen Veränderungen von Organen am Menschen- und Tierkörper auf die starke Inanspruchnahme der betreffenden Körperregion zurückführen. Zwei Pferde, welche als Fohlen einander sehr ähnlich waren, können im erwachsenen Zustand ein ganz verschiedenes Aussehen bekommen haben, wenn das eine etwa als Ackerpferd, das andere als Rennpferd Verwendung fand. Bei jedem werden andere Muskelgruppen zur Höchstleistung herangezogen worden sein und sich daher besonders stark entwickelt haben. Ein Rekrut, der sehr häufig und sehr stramm „Gewehr über" gemacht hat, kann, bis er Unteroffizier geworden ist, in der Haut seiner Schulter einen sogenannten Exerzierknochen entwickelt haben. Ähnliche Erfahrungen machen wir auch an allen möglichen anderen Organen. So wissen wir, daß die Sinnesorgane bei rationeller Verwendung eine Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit erfahren, während sie bei Nichtbenützung geringwertiger werden. Wir brauchen hier gar nicht auf die Erfahrungen beim Menschen zurückzugreifen, wenn wir uns an die auf Seite 886 mitgeteilte Tatsache erinnern, daß das Auge einer Termitenkönigin im Dunkeln in relativ kurzer Zeit einer starken Degeneration verfällt.

Diese Grundlage der lamarckistischen Theorie wird niemand bestreiten wollen. Wir haben in dem vorliegenden Band eine große Menge von Tatsachen kennen gelernt, welche alle für eine Anpassungsfähigkeit des tierischen Organismus sprechen. In der Einleitung auf Seite 7 haben wir diese Fähigkeit der Tierkörper als Regulationsfähigkeit bezeichnet. Es mußte nun eine Grundannahme der Lamarckschen Theorie sein, daß die durch Gebrauch oder Nichtgebrauch erworbenen Regulationen des tierischen Organismus sich durch Vererbung auf dessen Nachkommen übertragen. Diese Forderung hat bisher von den Anhängern der Lamarckschen Theorie nicht erfüllt werden können. In keinem Fall hat sich eine Vererbung einer durch Übung erworbenen Eigenschaft nachweisen lassen. Der Sohn eines Schmieds kann mit einem ganz muskelschwachen Arm zur Welt kommen, wenn sein

Vater noch so stark war. Ein Rennpferd kann seine guten Eigenschaften auch dann auf seine Kinder übertragen, wenn es selbst in einem muskelschwachen Zustand oder lahm zur Fortpflanzung kommt, falls es nur selbst einer guten Zucht entstammt. Alle Versuche, eine erbliche Übertragung einer durch Übung erworbenen oder gesteigerten Eigenschaft experimentell zu beweisen, sind bisher vergeblich gewesen; ihre Resultate können einer scharfen Kritik nicht standhalten.

Nur nach einer gewissen Richtung haben sich Bestätigungen der Lamarckschen Annahmen finden lassen. Wie schon Buffon vor ihm und wie vor allem Geoffroy St. Hilaire und dann später Darwin, Semper, Haeckel und viele andere hatte auch Lamarck schon mit einem direkten Einfluß des Lebensraumes auf den tierischen Organismus gerechnet. Auch er hatte schon angenommen, daß die Belichtungs-, Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse eine abändernde Einwirkung auf die Organisation der Tiere haben müßten. In den letzten Kapiteln dieses Buches haben wir zahlreiche Beispiele für derartige Beeinflussungen kennen gelernt. Und zwar haben wir nicht nur von Regulationen erfahren, welche das einzelne Tier an seinem Körper zu erzielen vermochte, sondern wir hörten auch von vererbbaren Abänderungen. Im XIV. Kapitel schilderten wir, daß nach den Experimenten von Standfuß, Fischer, Tower und auch Kammerer insbesondere Temperatureinflüsse so auf die Tiere einwirken, daß die erzielten Abänderungen auch in den nachfolgenden Generationen sich noch bemerkbar machen. Wenn diese Erfahrungen nun auch eine der Voraussetzungen der Lamarckschen Theorie zu erfüllen scheinen, so tun sie es doch nicht in dem Sinn, in welchem dies Lamarck und auch noch seine modernen Anhänger vermuteten. In keinem Fall hat sich eine Veränderung des Elternkörpers als vererbbar erwiesen, wenn nicht die abändernde Kraft außer auf den Körper selbst auch auf die in ihm enthaltenen Keimzellen gewirkt hatte. Ja, aus den Untersuchungen von Tower geht sogar hervor, daß eine Temperatureinwirkung erfolgen kann, ohne am Körper des erwachsenen Tieres irgendein äußeres Zeichen zu hinterlassen. Wurden aber die in dem Tier enthaltenen Keimzellen gerade in ihrer sensiblen Periode dem Einfluß der wirksamen Temperatur ausgesetzt, so waren die aus ihnen entstehenden jungen Tiere in einem bestimmten Sinn abgeändert. Also nicht Gebrauch oder Nichtgebrauch hatte hier eine Abänderung der Eltern veranlaßt, die sich dann auf die junge Generation übertrug, sondern die jungen Tiere, welche aus den Eiern hervorgingen, die den Temperaturreiz erfahren hatten, waren die ersten, welche die Folgen dieser experimentellen Behandlung an ihrem Körper zeigten. Ganz mit Recht hat man diese Art der Beeinflußung der Geschlechtszellen als eine Tatsache bezeichnet, welche nicht als Beweis für den Lamarckismus im alten Sinn herangezogen werden kann. Auch jene Fälle, welche, wie die Versuche von Standfuß und Fischer, die Übertragung eines von den Eltern angenommenen neuen Charakters, also bei jenen Schmetterlingen der Schwarzfärbung, auf die Nachkommen zu beweisen schienen, können ohne weiteres als Parallelinduktion gedeutet werden, d. h. als eine gleichzeitige und gleichsinnige Beeinflussung des Elternkörpers und der in ihm enthaltenen Keimzellen.

Immerhin ist damit nicht widerlegt, daß eine Abänderung des Körpers auf die Geschlechtszellen so einwirken kann, daß die betreffende Abänderung bei den Nachkommen wieder auftritt. Ist es doch gelungen, manche Substanzen, z. B. Farbstoffe, auf dem Weg über den Mutterkörper in die Eier einiger Tierarten (z. B. der Pelzmotte) zu bringen, so daß sie auf diese Weise auch auf die Embryonen, welche aus diesen entstanden, übertragen wurden. Ebenso wahrscheinlich scheint mir, daß gewisse Stoffe auf einem analogen Weg den Eiern entzogen werden könnten. Zum mindesten Substanzen, welche durch das Eiplasma über-

tragen werden, könnten auf diese Weise den Embryonen fehlen, und dadurch könnte der Ausfall von bestimmten Organen oder Eigenschaften, wie Färbungen, bedingt werden. Es ist aber nicht in Abrede zu stellen, daß auf diesem Wege auch eine Einwirkung auf die im Kern der Geschlechtszelle lokalisierten Erbeinheiten ausgeübt werde könnte.

Von Bedeutung für unsere Anschauungen über die Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften müssen jedenfalls auch die im XIV. Kapitel beschriebenen erblichen Instinktabänderungen bei der Geburtshelferkröte und bei den Salamanderarten sein. Wenn wir nicht annehmen, daß die erzielten Abänderungen innerhalb des Umfangs der für die betreffenden Arten charakteristischen Reaktionsnorm liegen, so müssen wir in ihnen tatsächlich Vererbung erworbener Eigenschaften erblicken. Ehe man aber weitgehende Schlüsse auf diese Angaben baut, müssen sie kritisch nachgeprüft werden.

Wir brauchen uns aber hier gar nicht mit der Erörterung aufzuhalten, ob man die angeführten Ergebnisse von Experimenten als eine Vererbung erworbener Eigenschaften bezeichnen dürfe oder nicht. Für uns im gegenwärtigen Zusammenhang ist es viel wichtiger, daß in keinem Fall eine durch Übung erworbene Abänderung, in keinem Fall eine neu erworbene zweckmäßige Anpassung sich vererbt hat. Nur für rhythmisches Geschehen scheint eine deutliche Nachwirkung auf nachfolgende Generationen vorzuliegen. Es ist hier nicht der Ort, um deren Zustandekommen zu diskutieren. Jedenfalls wäre es für die Tierarten auch gar nicht vorteilhaft, wenn jede Regulation sich ohne weiteres auf die Nachkommen vererbte und dadurch fixiert würde. Es ist vielmehr anzunehmen, daß längere Zeiträume notwendig sind, damit eine zuerst innerhalb des Bereichs der Regulation liegende Abänderung zu einer konstant vererbten Eigenschaft wird. So ist es denn sehr verständlich, daß die erst in neuerer Zeit begonnenen Versuche uns kein Material zur Frage nach der Entstehung der zweckmäßigen Eigenschaften der Tiere geliefert haben. Daß theoretisch die Annahme der Vererbung von Regulationen die naheliegendste Erklärung für die Entstehung zweckmäßiger Eigenschaften ist, wird niemand leugnen.

Auch was groß und gut an Lamarcks Theorie gewesen war, war kaum beachtet worden, weil ihr Verfasser seine Beispiele nicht sehr geschickt gewählt hatte, weil seine Ausführungen sehr theoretisch und abstrakt gewesen waren, und weil ihm ein ungenügendes Tatsachenmaterial zur Verfügung stand. In all diesen Punkten unterschied sich die 50 Jahre später an die Öffentlichkeit tretende Theorie Darwins aufs gründlichste. Charles Darwin, welcher im Jahre 1809 geboren war, hatte in einer langen Studienzeit Gelegenheit gehabt reiche Erfahrungen über Tier- und Pflanzenleben sowie über Erdgeschichte zu sammeln Eine Unmenge von Beobachtungen hatte er vor allem auf einer Reise um die Welt, 1835 bis 1839, gemacht und aufgezeichnet. In seinem langen Leben veröffentlichte er eine Reihe von hervorragenden Facharbeiten aus dem Gebiet der Zoologie, Botanik und Geologie. Wäre er nur auf einem der drei Gebiete tätig gewesen, auf jedem der drei würde man ihn zu den großen und berühmten Forschern rechnen. Seine hervorragende Beobachtungsgabe und seine Abneigung, theoretische Ideen ohne vertieftes Studium der sachlichen Grundlagen auszusprechen, ferner sein Umgang mit einer Reihe der hervorragendsten Naturforscher seiner Zeit, wie dem Botaniker Hooker und dem Geologen Lyell, welche ihm eine Fülle von Tatsachenmaterial zutrugen, sicherten seinen Büchern von vornherein einen großen Erfolg. 19 Jahre lang arbeitete er in steter Verbindung mit seinen wissenschaftlichen Freunden an seiner großen Theorie. Da, im Jahre 1858, sandte gerade an ihn der englische Naturforscher Wallace, der sich damals im malaiischen Archipel aufhielt, eine kleine Abhandlung, um sie der Linnéschen Gesellschaft in London vorzulegen. Diese Abhandlung enthielt

dieselben Grundgedanken, welche Darwin seit Jahren in seinem umfangreichen Manuskript ausgearbeitet hatte. Im Einverständnis mit seinen Freunden und auf deren intensives Drängen hin, erklärte sich der vorsichtige Forscher nun endlich dazu bereit, gleichzeitig mit der Abhandlung von Wallace einen kurzen Abriß seiner Theorie zu veröffentlichen. Im Jahre 1859 erschien dann sein grundlegendes Werk über die Entstehung der Arten, welches sofort auf die ganze zivilisierte Welt einen ungeheuren Eindruck machte. Alles, was seinerzeit der Theorie Lamarcks geschadet hatte, war hier durch Vorzüge ersetzt, welche der Geistesrichtung des Jahrhunderts entgegenkamen. Die Behauptungen des Buches enthielten sich jeglicher Phantasterei; sie waren im engsten Zusammenhang mit einer unendlichen Fülle von Tatsachen und Experimenten dargestellt. Alles, was Darwin zur Begründung seiner Theorie anführte, konnte nachgeprüft oder neu untersucht werden. So mußte denn die Veröffentlichung seiner Ideen zu einer Bewegung in der Naturwissenschaft führen, die wohl noch auf lange Zeit hinaus ihr Ende nicht finden wird.

Darwin ging beim Aufbau seiner Theorie von alten Erfahrungen aus, welche allgemein bekannt waren, und über welche täglich neues Wissen gesammelt werden konnte. Er wies darauf hin, daß die einzelnen Formen der Haustiere, obwohl man sie fruchtbar miteinander kreuzen kann, und obwohl in vielen Fällen bekannt ist, daß sie von einheitlicher Abstammung sind, dennoch Verschiedenheiten im Aussehen, in der Funktion der Organe und in den Tätigkeiten aufweisen können, welche größer sind als die entsprechenden Unterschiede bei verschiedenen Arten, ja selbst bei Gattungen frei lebender wilder Tiere. Diejenige Tierform, welche sein eigenes wichtigstes Untersuchungsobjekt bildete, war die Haustaube mit ihren zahlreichen verschiedenen Rassen. Diese können in einer großen Menge von Eigenschaften ganz außerordentlich voneinander abweichen. So ist schon die relative Größe der einzelnen Arten sehr verschieden: manche Rassen sind drei- bis viermal so groß und so schwer als andere. Schier unerschöpflich ist die Menge der Farbenvarietäten bei den Haustauben; vom reinsten Schneeweiß bis zum tiefsten Schwarz finden sich alle Zwischenstufen. Daneben gibt es rote, braune und gelbliche, bläuliche und schiefergraue Rassen; bei manchen treten in größerer oder geringerer Ausdehnung Regionen von metallisch grünen Federn auf. Die Federn selbst können in Größe und Form an den einzelnen Körperteilen sehr verschieden sein. Selbst die Zahl der Federn, welche sonst bei Vogelarten sehr konstant ist, zeigt bei den Taubenrassen große Gegensätze. Während bei den meisten übrigen Rassen, ähnlich wie bei den wilden Tauben, zwölf bis vierzehn Schwanzfedern vorhanden sind, zeigt die Pfauentaube deren 30 bis 42. Form und Größe des Kopfes, Dimensionen und Umrisse des Schnabels, Länge, Farbe und Befiederung der Füße sind bei den einzelnen Rassen ganz verschieden. Das gleiche gilt für die Ausdehnung, Färbung, Form und Oberflächenbeschaffenheit der an der Wurzel des Schnabels befindlichen Wachshaut. Ganz besonders auffallend ist die Variation in den Wirbelzahlen. Während z. B. Brieftauben in ihrer Wirbelsäule 38 Wirbel besitzen, beträgt deren Zahl bei den Kropftauben 43. Die Zahl der Kreuzwirbel schwankt bei den einzelnen Rassen zwischen 11 und 14.

Die gleichen Verschiedenheiten zeigen die Taubenrassen auch in ihrem Benehmen. Während die einen sehr scheu sind, sind die anderen zahm. Manche sind sehr fluglustig, andere träge. Die Pfauentauben richten ihren vielfederigen Schwanz in Gestalt eines Fächers, ähnlich wie es die Pfauen tun, auf und stolzieren majestätisch hin und her. In dieser Bewegungsform werden sie von den Kropftauben noch übertroffen, welche den Kopf weit zurücklegen und die Kropfregion des Halses stark aufblähen. Als Purzler bezeichnet man eine Taubenrasse, welche die merkwürdige Eigenschaft besitzt, beim Flug sich zuerst in die Höhe

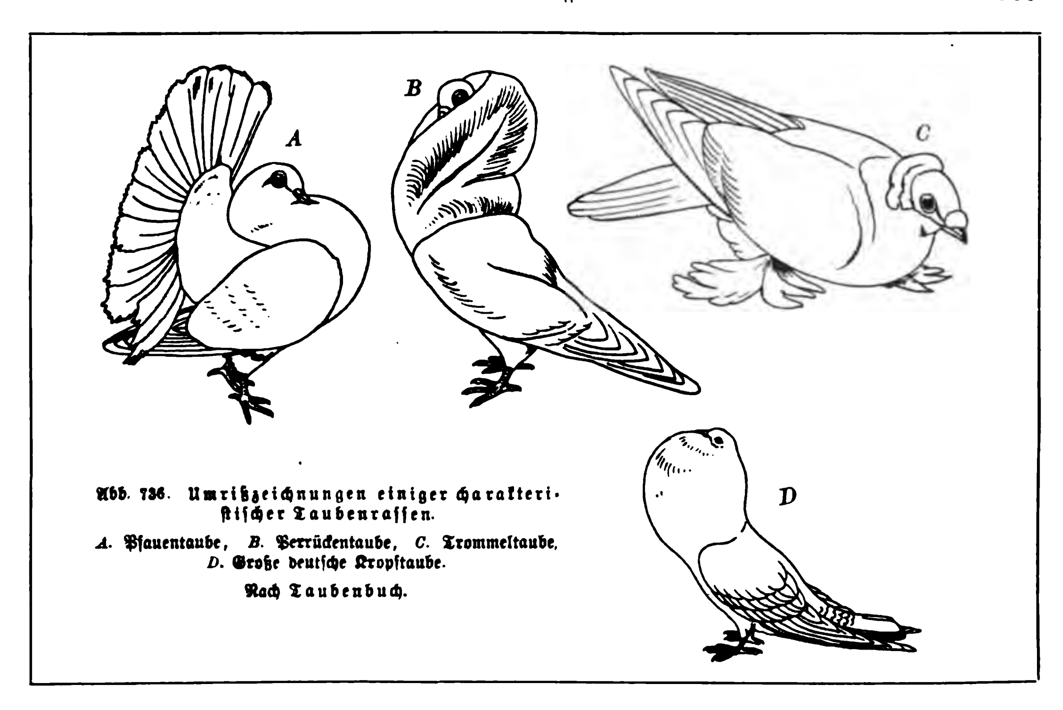


Abb. 736. Umrißzeichnungen einiger charakteristischer Taubenrassen.
A. Pfauentaube, *B.* Perrückentaube, *C.* Trommeltaube, *D.* Große deutsche Kropftaube.
Nach Taubenbuch.

zu erheben, um dann eine Serie von Purzelbäumen in der Luft auszuführen, ehe sie wieder herabsteigt. Manche Individuen einer ähnlichen Rasse führen die Evolutionen mit einer solchen Hingebung am Boden aus, daß sie sich zu Tode purzeln, wenn man sie nicht zum Aufhören zwingt. Von den Brieftauben ist allgemein bekannt, daß die Schnelligkeit des Fluges und die Fähigkeit, sich in unbekanntem Gelände zu orientieren, zu ihren hervorstechendsten Eigenschaften zählen. Je besser die Brieftaubenrasse ist, um so größer sind die Leistungen, die sie auf Grund dieser Fähigkeiten vollführen. Nur wenige der übrigen Taubenrassen könnten nur im geringsten mit der Brieftaube in Konkurrenz treten.

Trotz dieser großen Verschiedenheiten sind sämtliche Taubenrassen, wie Darwin überzeugend dargetan hat, von einer wildlebenden Art abzuleiten. Es ist dies die weitverbreitete Felsentaube (Columba livia), die einzige in der alten Welt auf Felsen brütende Wildtaube. Eine ganze Reihe ihrer Instinkte, wie z. B. das Vermeiden von Bäumen beim Niedersitzen und zum Nestbau, sind bei den so sehr voneinander abweichenden Taubenrassen heute noch vorhanden. Ja, selbst manche ihrer morphologischen Merkmale, wie z. B. das schwarze Band auf dem Schwanz und auf den Hinterflügeln, treten manchmal noch als Rückschlag bei ganz anders gefärbten Rassen auf. Die Zucht der Taube ist schon so alt, daß wir keine der gegenwärtig gehaltenen Rassen direkt auf die Felsentaube zurückführen können. Aber bei einer Reihe von Rassen hat sich die Ausbildung und Vervollkommnung der Eigenschaften in neuester Zeit unter den Augen des Menschen vollzogen.

Ähnliche Tatsachen kennen wir für eine große Zahl von Haustierformen. Wie verschieden sind doch die Rassen der Pferde, Rinder, Ziegen, Schafe und Hühner. Die einzelnen Rassen dieser Tiere haben verschiedene Vorzüge in den Augen des Menschen, um derentwillen sie gezüchtet werden. Wir können beobachten, wie diese Eigenschaften auch in der Gegenwart durch rationelle Zucht vervollkommnet werden. So erzielt man größere Rennschnelligkeit, bedeutendere Zugleistung oder Ausdauer bei Pferden; Rindvieh wird entweder zur Verwendung bei der landwirtschaftlichen Arbeit, als Fleischlieferant oder auf



Abb. 737. Japanischer Phönixhahn. Aus Liebhaberei gezüchtete Rasse des Haushahns. Orig. nach einer japanischen Photographie.

höhere Milchproduktion gezüchtet. Außerordentlich groß sind die Unterschiede der verschiedenen Schafrassen, die man entweder als Schlachttiere zur Erzielung eines großen Fleischquantums oder als Wollschafe mit ganz verschiedenen Qualitäten und Quantitäten von Wolle hält. Unter den Hühnerrassen gibt es solche, bei denen Steigerung der im Jahr abgelegten Eierzahlen das Ziel ist, wie z. B. die 200-Eierhenne beweist. Daneben werden aber auch manche Rassen zu Luxuszwecken gehalten, bei denen besonders die Männchen infolge ihres eigenartigen, oft prachtvoll gefärbten Gefieders hoch im Werte stehen. Unsere Abb. 737 zeigt uns einen japanischen Phönixhahn, den Vertreter einer Rasse, bei der man durch fortgesetzte Zucht die Länge der Schwanzfedern auf 2–2½ m gesteigert hat. Gerade bei Tieren, welche aus Liebhaberei vom Menschen gehalten werden, können wir vielfach in der Gegenwart unter unseren Augen die Entstehung neuer Rassen vor sich gehen sehen. Alle paar Jahre wird bei uns eine neue Hunderasse Mode. Die Hunde, welche gegenwärtig besonders beliebt sind, weichen in Körperdimensionen, Charakter und Farbe der Behaarung, Proportionen der einzelnen

Körperteile, aber auch in allen möglichen Eigenschaften der Sinnesorgane, der Instinkte, des Verstandes und des Charakters sehr stark voneinander ab. Der Züchter nimmt sich in manchen Fällen vor, eine Rasse mit ganz bestimmten Eigenschaften auszustatten; in vielen Fällen gelingt ihm dies, wenn er ein sachgemäßes Verfahren einschlägt.

In kaum zweihundert Jahren ist es möglich gewesen, eine große Anzahl verschiedener Rassen des Kanarienvogels zu züchten. Das Ausgangsmaterial bildeten wilde Vögel von den Kanarischen Inseln, deren Gefieder dunkelgraugrün ist; ihr Gesang ist relativ einfach und kunstlos. Sie haben nun Rassen geliefert, von denen die einen als Formkanarien oder Farbenkanarien, die anderen als Singkanarien bezeichnet werden. Während die ersteren durch die Ausbildung von Schöpfen oder durch ein rein gelbes Gefieder sich von der Urform unterscheiden, sind letztere durch große Kraft der Stimme, durch Reichtum der Gesangsfiguren, durch Wohllaut und Ausdauer des Gesangs ausgezeichnet. Die verschiedenen Rassen repräsentieren eine Unmenge von verschiedenen Stufen in der Erreichung der angestrebten Zuchtergebnisse. Ein ähnliches Beispiel bieten uns die Goldfische dar, deren Zucht vor allem von ostasiatischen Völkern, den Chinesen, Koreanern und Japanern, gepflegt wurde. Bei einer Reihe von Süßwasserfischen kommen goldrot gefärbte Varietäten gelegentlich in freier Natur vor. Solche finden sich z. B. bei den Orfen, bei Schleien, Karpfen und Karauschen. Von Goldkarauschen stammen unsere Goldfische ab. In der Zucht sind sie zum Teil erheblich kleiner geworden, als die freilebenden Karauschen es sind. Immerhin kennen wir Goldfischrassen, welche hauptsächlich in Teichen gehalten werden, und welche eine ansehnliche Größe erreichen können. Die für Aquarien und kleine Wasserbecken bestimmten Rassen bleiben aber dauernd klein, pflanzen sich in diesem Zustand fort und erzeugen dauernd klein bleibende Nachkommen. Die Verschiedenheiten der von Liebhabern gezogenen Rassen bestehen nun in der verschiedenen Form des Körpers, des Kopfes und der Flossen. Der Körper kann bald eiförmig kurz, bald langgestreckt und schlank sein. Der Kopf ist entweder gestreckt und schmal

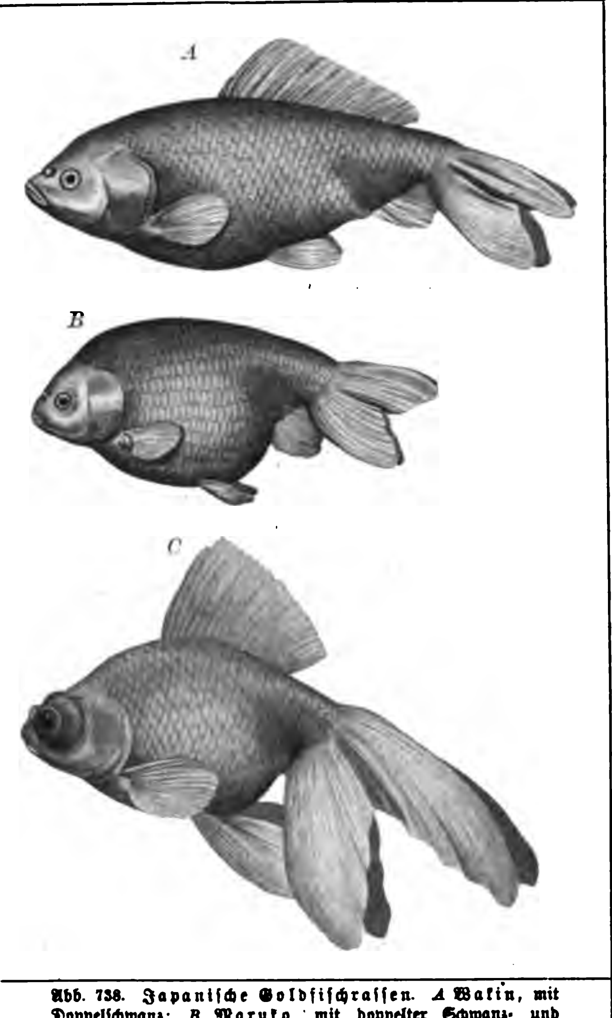


Abb. 738. Japanische Goldfischrassen. *A* Wakin, mit Doppelschwanz; *B* Maruko, mit doppelter Schwanz- und Afterflosse; *C* Riukin, mit doppelter Afterflosse, vierlappiger Schwanzflosse, Teleskopaugen, Kopfhöckern usw. Vergr. 2 mal. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

oder dick, oft klumpig. In manchen Fällen ragen die Augen über die Oberfläche des Kopfes hervor und sind nach oben gerichtet, wie z. B. bei dem sogenannten Teleskopfisch. Die paarigen und unpaarigen Flossen können kurz oder lang sein, in manchen Fällen sind sie zu einer schleierähnlich hinter dem Tier herflatternden Lamelle ausgezogen. Ja, es kann die Schwanzflosse gespalten sein und den merkwürdigen Anblick darbieten, den man auf Abb. 738 dargestellt sieht.

Alle diese Haus- und Luxustierrassen werden von den Züchtern mit Hilfe einer gewissen Methodik erzielt. In den Grundzügen ist sie stets dieselbe; wir wollen sie bei den letztgenannten Formen, bei den Goldfischen, einmal verfolgen. Ein Goldfischzüchter erhält von einem Goldfischweibchen bei einer Eiablage Tausende von Eiern. Von diesen entwickelt sich eine Anzahl zu erwachsenen Tieren. Die einzelnen Individuen sind nun untereinander nicht vollkommen gleich. Sie unterscheiden sich in der Schnelligkeit des Wachstums, in der Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten, in der Größe und im Aussehen. Will der Züchter nun eine Rasse mit besonders langen Flossen züchten, so wählt er aus den Hunderten von Fischen ein Paar zur Weiterzucht aus, welches die angestrebten Eigenschaften im ausgesprochensten Maße besitzt. In den folgenden Jahren verwendet er zur Weiterzucht immer wieder solche Paare der Enkel-, Urenkelgeneration usw., welche die gewünschten Merkmale möglichst stark entwickelt haben, womöglich ihre Eltern darin noch übertreffen. In vielen Fällen erzielt er auf diese Weise eine allmähliche Steigerung der angestrebten Eigenschaft. Genau dasselbe Verfahren schlägt jeder Züchter von Pferden, Rindern, Schafen, Hunden, Hühnern oder Kanarienvögeln ein.

Das beschriebene Verfahren der Züchter bezeichnet man als Auslese oder Selektion. Darwin nahm nun an, daß ein ähnlicher Vorgang in der Natur bei der Entstehung neuer Organismenformen sich abspiele; daher erhielt seine Theorie die Bezeichnung der Auslese- oder Selektionslehre. Genau wie der Tierzüchter verfährt auch der Gärtner und Züchter von Nutzpflanzen, wenn er Pflanzenformen erzielen will, welche für die Menschen nützlich oder angenehm sind. Dabei wählt er mit bewußter Überlegung die ihm geeignet erscheinenden Tiere bzw. Pflanzen zur Erzielung von Nachzucht aus. Als die primitiven Menschen und die verschiedenen Naturvölker Haustiere und Kulturpflanzen zu halten begannen, haben sie sicherlich bald ohne bewußte Absicht eine ähnliche Auslesetätigkeit durchgeführt. Unwillkürlich suchten sie von einem reichlich Milch liefernden, einem leicht zu zähmenden oder besonders anhänglichen Tier Nachkommenschaft zu bekommen. So fand denn schon bei der Entstehung der ersten Haustierrassen eine unbewußte Auslese oder Zuchtwahl statt.

In der Natur haben wir neuerdings Vorgänge genauer kennen gelernt, welche uns außerordentlich an diese sogenannte künstliche Zuchtwahl durch den Menschen erinnern. Wir haben in dem Kapitel über die staatenbildenden Insekten die sogenannten Ameisen- und Termitengäste kennen gelernt. Wir erfuhren dort, daß es ihrer drei Gruppen gibt, solche, welche als Feinde verfolgt, solche, welche indifferent geduldet, und endlich solche, welche mit Fürsorge gepflegt werden. Nach den Untersuchungen von Wasmann zeigen nun Angehörige dieser drei Gruppen oft eine so auffallende Ähnlichkeit mit den Ameisenarten, bei denen sie wohnen, daß man mit Recht von einer Mimikry sprechen kann. Dabei hat sich aber ein sehr merkwürdiger Unterschied im Bau der einzelnen Ameisengäste nachweisen lassen, der nicht sowohl durch ihre eigene Lebensweise als vielmehr durch Eigenschaften der Ameisen, bei denen sie leben, bedingt erscheint. Die Mimikry der Ameisengäste ist immer auf Täuschung der Ameisen berechnet. Wir haben früher erfahren, wie wild und ungestüm Ameisen jeden Eindringling in ihr Nest angreifen. Hat ein solcher aber Eigenschaften, welche

die Ameise veranlassen, ihn zunächst für einen Angehörigen der eigenen Art zu halten, so hat er Aussicht, durchzuschlüpfen und sich im Ameisenbau heimisch zu machen. Wasmann hat nun gezeigt, daß die Mimikry solcher Ameisengäste auf einer ganz verschiedenen Grundlage basiert, je nachdem sie bei Ameisen wohnen, welche gut entwickelte Netzaugen besitzen, oder bei solchen, welche blind oder nahezu blind sind. Bei ersteren besteht die Mimikry zunächst in einer Ähnlichkeit der Färbung; sie kann sich aber auch zu einer Ähnlichkeit der Gestalt vervollkommnen. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß in solchen Fällen die Ähnlichkeit stets auf das Auge der Wirte berechnet ist, indem sie nicht auf wirklicher Formähnlichkeit, sondern auf täuschenden Lichtreflexen beruht. Bei den Gästen blinder oder fast blinder Ameisen beruht jedoch die Mimikry auf einer Ähnlichkeit der Skulptur und Behaarung; es wird also dabei mit dem Tastsinn des Wirtes gerechnet, was sich besonders in den vollkommeneren Fällen dieser Art von Mimikry zeigt, in denen eine wirkliche Formähnlichkeit einzelner Körperteile mit denen der Wirte sich einstellt, und in denen schließlich die Fühlerbildung von Gast und Wirt eine vollkommen gleichartige werden kann. Im ersteren Fall ist also die Mimikry auf Täuschung des Gesichtssinnes, im zweiten Fall auf Täuschung des Tastsinnes der Wirte berechnet. In all diesen Fällen handelt es sich ausschließlich um passive Mimikry, wie Wasmann sich ausdrückt; dieser stellt er die aktive Mimikry gegenüber, welche in einer Nachahmung der Körperhaltung und vor allem der Fühlerbewegungen der Wirte besteht.

Auf den Gesichtssinn berechnete passive Mimikry findet sich bei einer ganzen Reihe der in Europa bei Ameisenarten vorkommenden Käfer. Da wären zunächst die Arten der Gattung Dinarda anzuführen, vgl. S. 746 Abb. 634 B, 636. Die einzige einfarbige Dinarda Europas, D. nigrita Ros., kommt bei der schwarzen Ameise Aphaenogaster testaceopilosa im Mittelmeergebiet vor. Mehrere andere Dinarda-Arten, z. B. D. dentata Gerv., maerkeli Ksw., pygmaea Wasm., sind zweifarbig, rot und schwarz. Sie kommen alle bei zweifarbigen, roten und schwarzen Formica-Arten, z. B. D. dentata bei F. sanguinea vor, denen sie auch in der Größe annähernd gleich kommen. Dagegen sind diese feindlich verfolgten Einmieter in der Gestalt ihren Wirten durchaus nicht ähnlich. Viel besser als durch Formähnlichkeit werden sie durch die Festigkeit ihres Panzers und die Gewohnheit, sich tot zu stellen, geschützt.

Bei den Arten der Gattungen Atemeles und Lomechusa (vgl. S. 748) kommt aber zur Färbung noch etwas hinzu, was eine selbst für das Menschenauge täuschende Ähnlichkeit des Gastes mit seinem Wirt hervorruft. Lichtreflexe, die vom Hinterleib und dem Halsschild des Käfers ausgehen, machen die Täuschung zu einer vollkommenen. Sie kommt allerdings gar nicht zur Geltung, wenn wir die toten Tiere in einer Sammlung nebeneinander aufgespießt sehen. Sie ist aber sehr überzeugend, sehen wir die Tiere in der natürlichen Umgebung, auf gleichfarbigem Untergrund. Eine weitere Gattung, welche in ähnlicher Weise, aber noch vollkommener durch Färbung und Form die Wirtsameisen nachahmt, ist Myrmedonia (Abb. 634 A S. 746). Deren Hinterleib wird aufgerollt getragen und ähnelt dann sehr dem Hinterleib einer Ameise. Eine Farbennachahmung zeigen nur diejenigen Arten von Myrmedonia, welche bei gutsehenden Ameisenarten vorkommen. Es gibt aber eine Anzahl von Myrmedonien, welche bei blinden Termiten leben; diese zeigen keine Farbenähnlichkeit mit ihren Wirten.

Die Repräsentanten des anderen Typus, desjenigen, welcher den Tastsinn der blinden Wirte zu täuschen sucht, finden wir hauptsächlich bei den Wanderameisen aus der Familie der Doryliden. Wie wir schon früher gehört haben, sind das blinde oder schwachsichtige

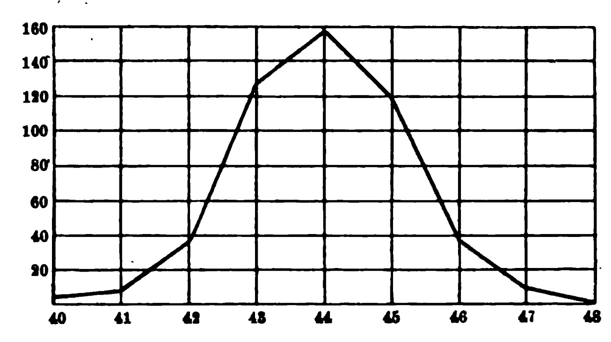


Abb. 739. Variationskurve (bzw. Polygon) der Seitenschuppenzahl des nordamerikanischen Fischs Pimapheles notatus. Nach Boris aus Goldschmidt.

werden die Messungen zu dem Resultat führen, daß die große Mehrzahl der Individuen Flügel von mittlerer Länge besitzen, während nur einige wenige sehr lange und sehr kurze Flügel haben. Die dazwischen liegenden Maße sind durch um so weniger Exemplare vertreten, je weiter sie sich vom Mittelwert entfernen. Zeichnen wir die Ergebnisse einer solchen Messung bei gleichzeitiger Zählung der gemessenen Tiere in ein Koordinatensystem ein, so erhalten wir eine Kurve, welche gleichmäßig ansteigt und abfällt, und deren Gipfelpunkt durch den Mittelwert unserer Messungen bezeichnet wird. Abb. 739 stellt eine solche sogenannte Galtonsche Kurve dar, welche durch Messung der Schuppen von 500 Exemplaren des Fisches Pimapheles erhalten wurde. In diesem Falle besaßen die meisten Exemplare, nämlich 157, die mittlere Schuppenzahl von 44, während die extremen Varianten, d. h. die Schuppenzahlen von im Minimum 40 und im Maximum 48, nur bei 3 bzw. 2 Exemplaren aus der ganzen Zahl vertreten waren. 43 und 45 Schuppen waren bei mehr Exemplaren zu zählen als 42 und 46 oder gar als 41 und 47. Die genauen Zahlen ergeben sich aus folgender Tabelle:

Schuppenzahl	40	41	42	43	44	45	46	47	48
Individuenzahl auf 500 untersuchte Exemplare	3	7	36	126	157	121	37	11	2

Schon unsere obige Auseinandersetzung über die Variabilität ließ erkennen, daß die Eigenschaften, in denen die Tiere variieren, oft von großer Bedeutung für ihr Leben sein können. Es gibt günstige und ungünstige Variationen. Unter normalen Verhältnissen werden die ungünstigen Variationen ohne weiteres ausgemerzt werden. Die verschiedenen Kräfte, welche auf das sich entwickelnde und auf das ausgewachsene Individuum einwirken, sorgen dafür, daß nur taugliche Exemplare am Leben bleiben. Die Abhängigkeit eines Organismus von der Gesamtheit der auf ihn einwirkenden schädlichen Faktoren hat Darwin mit einem bildlichen Ausdruck als den „Kampf ums Dasein" bezeichnet. Ihn vergleicht er mit dem Züchter bei der künstlichen Zuchtwahl. Bei der natürlichen Zuchtwahl sind es nach seiner Ansicht die unbewußten, unpersönlichen Naturkräfte, welche die Auslese vollziehen. Nur selten handelt es sich in der Natur um einen wirklichen Kampf der einzelnen Individuen untereinander. Ein solcher findet statt zwischen den Raubtieren und ihren Opfern, zwischen den Männchen vieler Tierarten und in manchen andern Fällen, von denen wir in den Kapiteln dieses Bandes erfahren haben. In seltenen Fällen handelt es sich um ein gegenseitiges Ringen und Drängen um Raum, Licht, Luft und Nahrung, wie wir das von den sessilen Tieren und etwa von den Urwaldpflanzen kennen. Oft sind es äußere Faktoren, welche die Auslese vollziehen, so z. B. wenn auf einsamen ozeanischen Inseln der Wind alle geflügelten Insekten aufs Meer hinausträgt, wo sie umkommen, und nur die ungeflügelten Individuen zur Nachzucht übrig läßt. Ähnlich verhält es sich bei einem Versuch Darwins mit Bohnenpflanzen, welche er so früh ausgesät hatte, daß sie als Keimpflanzen einem Frühjahrsfrost ausgesetzt wurden. Dabei stellte sich heraus, daß die meisten zugrunde gingen, während nur einige wenige frostharte Individuen am Leben blieben.

Nach Darwins Annahmen muß dieses „Überleben des Passendsten" nicht nur die Tierarten im Anpassungszustand an ihren Lebensraum erhalten, sondern muß auch bei Veränderung der auf das Tier einwirkenden Faktoren der Umgebung zu einer Veränderung der Tierart führen. Indem in einem solchen Fall der Kampf ums Dasein alle ungünstigen Varianten vernichtet und nicht zur Fortpflanzung kommen läßt, bewirkt er eine Auslese der günstigen Varianten. Diese haben die Aussicht am Leben zu bleiben und ihre vorteilhaften Eigenschaften auf eine Nachkommenschaft zu übertragen, welche den veränderten Lebensbedingungen besser angepaßt ist als der alte Bestand der Art.

Es läßt sich nicht leugnen, daß durch diese Gedankengänge sowohl die Veränderung von Tierarten, als auch die Zweckmäßigkeit der an ihnen erfolgenden Abänderung logisch erklärt wird. Ja, wir können sogar sagen, es ist die einzige, existierende Theorie, welche uns die Entstehung der Zweckmäßigkeit im Bau und in den Funktionen bei den Tierarten mit Hilfe der bekannten Naturkräfte verständlich macht. Die Frage ist nur, ob alle Voraussetzungen tatsächlich in der Natur gegeben sind, und ob die Vorgänge sich wirklich so abspielen, wie die Theorie in so einleuchtender Weise annimmt.

Ehe wir uns mit den kritischen Einwendungen befassen, die gegen die Selektionstheorie Darwins erhoben worden sind, wollen wir eine interessante Weiterbildung derselben besprechen, welche von Wilhelm Roux herrührt. Die Rouxsche Theorie vom „Kampf der Teile im Organismus", welche schon im Schlußkapitel des ersten Bands zur Besprechung kam ist für uns deswegen in diesem Zusammenhange von besonderer Bedeutung, weil sie uns auf einer natürlichen Basis die Zweckmäßigkeit im Bau und in den Funktionen des einzelnen Tierindividuums erklären kann. Roux glaubt, daß der gleiche Kampf ums Dasein, welcher nach Darwin durch Auslese des Passendsten die Tierarten umformt und ihrer Umgebung anpaßt, auch an den Teilen jedes Organismus wirksam sei. Er nimmt einen Kampf zwischen den einzelnen Organen, Geweben und Zellen des Tierkörpers an. Dieser Kampf ist ein Kampf um den Raum und um die Nahrung; wo Bestandteile des Körpers durch Benützung eine stärkere Reizung erfahren, dahin strömt die im Körper vorhandene Nährflüssigkeit in erhöhtem Maße. Wo aber Teile des Körpers ruhen, da wird durch die arbeitenden Teile der Nahrungsstrom von ihnen abgelenkt und weggerissen. Es gibt zahlreiche Beobachtungen, welche diese Anschauungsweise zu unterstützen geeignet sind. Man denke nur an den erhöhten Zustrom von Blut in die arbeitenden Muskeln und sonstigen Organe unseres eigenen Körpers. Eine stärkere Ernährung einzelner Teile muß vor allem bei wachsenden Organen von wichtigen Folgen begleitet sein. Roux hat seine Theorie besonders durch die im ersten Band geschilderte Entstehungsweise der Knochenstrukturen erläutert. Wir haben dort gesehen, daß in den Stützknochen der Wirbeltierkörper die Knochensubstanz nicht solid ist, sondern eine Anordnung besitzt, welche bei höchster Materialersparnis größte Festigkeit gewährleistet. Das ist erzielt, indem z. B. in den Endteilen der Röhrenknochen die feste Substanz in Form von Bälkchen angelegt ist, welche so angeordnet sind, daß sie den Zug- und Drucklinien der am Knochen ansetzenden Kräfte entsprechen. Roux nimmt nun an, daß infolge der höheren Inanspruchnahme längs dieser Linien die Zellen eine besondere Reizung erfuhren und so in den Stand gesetzt wurden, die wichtigen Bestandteile der zuströmenden Nahrung an sich zu reißen. Die dazwischenliegenden, nicht gereizten Zellen waren in einer ungünstigeren Lage, entwickelten sich nicht so kräftig, erhielten nicht die geeigneten Stoffe und mochten sogar degenerieren.

Unzweifelhaft kann uns diese Theorie die individuellen Anpassungen der Tiere ebenso logisch erklären, wie das die Darwinsche Theorie für das Angepaßtsein der Tierarten leistet.

Sie begegnet aber denselben großen Schwierigkeiten, welche für die Selektionstheorie im allgemeinen gelten. Erstens einmal haben wir noch allzuwenig durch sorgfältige Beobachtung festgelegte Tatsachen, welche eine solche Deutung zulassen, und zweitens hat die gesamte Selektionstheorie mit einem ganz ähnlichen Einwand zu rechnen, wie wir ihn vorher für den Lamarckismus kennen lernten. Es sind nämlich neuerdings Zweifel darüber entstanden, ob die in einer Variationsreihe vertretenen verschiedenen Individuen die an ihnen erkennbaren Eigenschaften auch in einer verschiedenen Weise auf ihre Nachkommen vererben.

Exakte Untersuchungen haben nämlich gezeigt, daß die gewöhnliche fluktuierende Variation bei jeder Tierart zwischen ganz bestimmten Grenzwerten verläuft. Diese Grenzwerte bleiben im allgemeinen für die Nachkommen jedes Individuums die gleichen. Wenn man also im Experiment aus einer Variationsreihe Individuen auswählt, welche einem ihrer Enden entstammen, so sollte nach Darwins Annahme bei deren Nachkommen eine neue Variationskurve sich nachweisen lassen, deren Mittelwert, gegenüber demjenigen der vorigen Generation, eine Verschiebung zeigen müßte. Nehmen wir z. B. an, man hätte von den oben angeführten Vögeln mit verschiedenen Flügellängen zwei Individuen mit besonders langen Flügeln zur Nachzucht ausgewählt, so müßten deren Nachkommen zwar verschieden lange Flügel haben, die kürzesten müßten aber immer noch länger sein als die kürzesten in der Kurve der Elterngeneration; die längsten müßten aus der Kurve der Elterngeneration herausfallen und die längsten damals gemessenen Längen übertreffen. Dieser Vorgang, den man früher als jeglicher Zuchtwahl zugrunde liegend annahm, läßt sich nun tatsächlich nicht nachweisen. Bei Ausleseexperimenten tritt stets ein Rückschlag auf den Mittelwert des Ausgangsmateriales ein; die Variationskurve bleibt also im allgemeinen für die Vertreter einer Tierart konstant. Wir können das auch mit anderen Worten so ausdrücken: die fluktuierenden Variationen sind nicht erblich.

Diese Beobachtungen würden eine große Schwierigkeit für die Darwinsche Theorie und überhaupt für die Abstammungslehre bedeutet haben, wenn nicht etwa gleichzeitig mit ihnen neue Tatsachen bekannt geworden wären, welche die Erblichkeit neu entstandener Eigenschaften bewiesen. Zunächst zeigte sich, was wir schon im ersten Band erfahren haben, daß bei Bastardierung durch die Kombination der Erbfaktoren neue, konstant sich vererbende Eigenschaften entstehen können. Durch Kreuzung zweier Rassen kann also eine neue Tierform erzeugt werden, welche ihre Eigenschaften bei Reinzucht dauernd rein erhält, während sie allerdings bei Rückkreuzung mit einer der Stammformen wieder verschwinden.

Noch wichtiger für die Vorstellungen über die Entstehung der Arten wurde aber die sogenannte Mutationstheorie von de Vries. Dieser Botaniker zeigte zuerst an Pflanzen, daß bisweilen plötzliche Abänderungen auftreten können, welche sich rein und konstant vererben. Schon Darwin hatte Beispiele von solcher sprungweisen Variation gekannt und bei der Aufstellung seiner Theorie sehr mit ihnen gerechnet. So war es schon lange bekannt, daß in Zuchten von Pfauen bisweilen schwarzschultrige Individuen auftreten, welche ihr abweichendes Aussehen auf ihre Nachkommen rein vererben. Das gleiche gilt für manche Wuchsabnormitäten bei Säugetieren. Plötzlich aufgetretene dackelbeinige Tiere, wie z. B. der Stammvater der krummbeinigen nordamerikanischen Anconschafe, haben wiederholt das Ausgangsmaterial von Zuchten gebildet. Obwohl es sich dabei oft zunächst nur um ein einziges Individuum handelte, konnten ganze Herden von Nachkommen durch Kreuzung und spätere Isolierung gezüchtet werden, da die Abänderung sich als erblich erwies. Solche Mutationen sind auch die erblichen Temperaturaberrationen von Schmetterlingen und Käfern, welche wir im XV. Kapitel nach den Versuchen von Standfuß, Fischer und Tower kennen gelernt haben.

Diese zeigen uns ferner, was sehr wichtig ist, daß durch äußere Einwirkungen in der Natur sowohl als auch im Experiment Mutationen erzeugt werden können.

Während man ursprünglich annahm, daß Mutationen stets größere Abweichungen von der normalen Organisation einer Tierart darstellen müßten, hat man sich neuerdings davon überzeugt, daß sie oft vollkommen fluktuierenden Variationen gleichen können. Es können also ganz geringe Variationen ebenso wie jene ausgesprochenen Abweichungen vom Normaltypus bald nicht erblich und bald erblich sein. Während im ersteren Fall jede Auslese sowohl bei künstlicher als auch bei natürlicher Zuchtwahl vergeblich sein muß, weil immer ein Rückschlag auf den Mittelwert stattfindet, kann im letzteren Fall bei Eintritt günstiger Bedingungen eine neue Form entstehen und sich erhalten. Die Mutationen, d. h. jene erblichen Variationen, sind bald zweckmäßig, bald unzweckmäßig. Letztere werden in freier Natur fast stets sehr bald verschwinden. In künstlicher Zucht gelingt es durch Anpassung der Zuchtbedingungen, sie am Leben zu erhalten, so z. B. die kurzschnäbligen Purzlertauben, bei denen die Jungen die Eischale nicht selbst öffnen können, oder die Haubenhühner, denen der Brutinstinkt fehlt.

So sehen wir denn, daß tatsächlich die Tierarten in ihren Mutationen und Kreuzungsprodukten Material für das Eingreifen der natürlichen Zuchtwahl darbieten. Wenn eine solche stattfindet, so kann sie nur zum „Überleben des Passendsten" führen, d. h. mit anderen Worten, indem sie eine neue Form am Leben läßt, erhält sie diese auf Grund ihrer mehr oder weniger zufällig entstandenen zweckmäßigen Organisation.

Diese knappe Darstellung wird erkennen lassen, daß die Forschungen des letzten Jahrhunderts uns Wege gezeigt haben, welche uns eine natürliche Entstehung der Zweckmäßigkeiten im Tierbau und Tierleben denkbar erscheinen lassen. Die Erfolge, welche diese Forschungsrichtung gehabt hat, gibt uns die Zuversicht, ihr auch für die Zukunft vertrauen zu dürfen. Wenn wir auch nicht glauben dürfen, wir hätten den Schlüssel zu allen Lebensrätseln in der Hand, so können wir doch hoffen, auf dem Wege zu sein, der uns — wenn auch durch Irrtümer hindurch — zur Wahrheit und damit zur Beherrschung der Lebensgesetze führt.

17. Kapitel.

Die zweckmäßigen Handlungen der Tiere und ihre Erklärung.

Unser Band hat uns in den Handlungen des Tieres ganz besonders schwer zu erklärende Probleme des Tierlebens in reicher Fülle dargeboten. Schon in der Einleitung haben wir darauf hingewiesen, daß die Zweckmäßigkeit, mit der viele Handlungen der Tiere ablaufen, die Veranlassung dazu war, von einem Seelenleben der Tiere zu sprechen und anzunehmen, daß ähnliche Gesetze ihre Handlungen bestimmen, wie sie bei den Handlungen des Menschen eine Rolle spielen.

Was uns überhaupt veranlassen kann, von einer Tierseele zu sprechen, das sind bestimmte Bewegungen der Tiere. Wir sehen bei ihnen Bewegungen in einer Art ablaufen, welche in ihren Resultaten sich in vielen Fällen als entweder für die Erhaltung des Individuums oder für die Erhaltung der Art zweckmäßig erweisen. Auch hier erhebt sich vor uns das gleiche Problem, welches für den Bau und die Funktionen des Tierkörpers galt, nämlich die Frage nach der Ursache und Entstehung der Zweckmäßigkeit solcher Bewegungen. Auch für die zweckmäßigen Bewegungen der Tiere hat man nach zwei verschiedenen Richtungen die Erklärung gesucht. Während die einen in der Seele einen übernatürlichen Faktor

erblicken, dessen Erklärung unmöglich wäre, suchen die anderen die zweckmäßigen Bewegungen der Tiere auf bekannte Grunderscheinungen des natürlichen Geschehens zurückzuführen. Erstere Anschauungsweise läßt sich wissenschaftlich weder beweisen noch widerlegen. Letztere erlaubt eine Prüfung mit wissenschaftlichen Methoden. Da sie zahlreiche Erfolge aufweist, und nur sie uns bisher eine Analyse der Vorgänge, ja bis zu einem gewissen Grade schon ihre Beherrschung und Abänderung ermöglicht hat, halte ich sie für die wahrscheinlichere und aussichtsvollere und mache sie zur Grundlage der nachfolgenden Darstellung.

In der Einleitung haben wir für die körperlichen Anpassungen der Tiere hervorgehoben, daß ein Unterschied zwischen organisatorischen und regulatorischen Anpassungen besteht. Eine genauere Analyse der zweckmäßigen Bewegungen der Tiere zeigt uns nun, daß sie ebenso auf einer organisatorischen und einer regulatorischen Grundlage beruhen. Ebenso wie wir viele Tiere mit fertigen körperlichen Anpassungen zur Welt kommen sahen, welche es ihnen ermöglichten, sich in die Faktoren ihres Lebensraums in zweckmäßiger Weise einzufügen, so sehen wir sie auch von der Geburt an gewisse zweckmäßige Bewegungen ausführen. Für diese angeborenen zweckmäßigen Bewegungen ist ein automatischer Ablauf charakteristisch.

Solche automatischen Bewegungen bezeichnen wir als Tropismen und als Reflexe. Diese beiden Ausdrücke sind nicht in Gegensatz zueinander zu stellen und sind keine gleichgeordneten Kategorien.

Tropismen sind zwangsmäßig ablaufende, bestimmt gerichtete Bewegungen, welche durch eine auf die Tiere einwirkende Naturkraft ausgelöst werden; durch sie wird eine Orientierung oder eine Progressivbewegung eines Tiers zu einer bestimmten Energiequelle oder von ihr weg bewirkt. Das charakteristische an den Tropismen, von denen wir im II. Buch Geotropismus, Rheotropismus, Phototropismus, Chemotropismus usw. in ihren Wirkungen kennen gelernt haben, ist die Tatsache, daß alle Individuen der gleichen Art oder Rasse, die sich in allen Dingen gleich sind, also z. B. gleich alt sind, die gleiche Vorgeschichte haben usw., sich alle in der gleichen Weise orientieren oder bewegen, wenn sie dem Einfluß der gleichen Energiequelle und -menge ausgesetzt werden.

Daß dies der Fall ist, hängt von der Organisation der Tierkörper, ihrer physikalischen und chemischen Zusammensetzung ab. Der Körper der Tiere stellt eine chemische Maschine dar, deren Arbeitsleistung einerseits von der Anordnung, Quantität und Qualität der sie zusammensetzenden Substanzen, andrerseits von der Art und Stärke der von außen auf sie einwirkenden Kräfte abhängt.

Die Tropismen geben uns nun die beste Gelegenheit, bestimmte, in vielen Fällen für die Art zweckmäßige Bewegungen zu prüfen, um festzustellen, ob zu ihrer Erklärung die Heranziehung in der unbelebten Natur nicht wirksamer Kräfte sich als notwendig erweist. Vielfach können wir bei den Tropismen zeigen, daß die von dem Tier erzielte Bewegungsleistung der auf seinen Körper einwirkenden äußeren Kraft direkt proportional ist. Wir können derartige Beobachtungen schon bei den niedrigsten, einfachst gebauten Tieren machen. Die Amöben z. B., jene einzelligen Tiere, deren Körper ausschließlich aus flüssigen Kolloiden besteht, bewegen sich in einer für die Erhaltung ihres Lebens so zweckmäßigen Weise, daß man unwillkürlich dazu geneigt ist, ihnen ein Bewußtsein und einen zielbewußten Willen zuzuschreiben. Eine Amöbe bewegt sich bald hierhin, bald dorthin, begegnet sie aber einem als Nahrung geeigneten Objekt, so strömt sie darauf zu, umfließt es und nimmt es in ihren Körper auf. Die regellosen Bewegungen, welche wir das Tier zuerst ausführen sahen, gehören zu jenen von uns oft erwähnten Probierbewegungen, welche wir bei allen Tieren vorfinden. Sie sind um so einseitiger differenziert, vielfach auch um so komplizierter,

je höher die betreffende Tierform organisiert ist. Bei den Amöben bestehen sie in einem Aussenden und Einziehen von Pseudopodien auf alle möglichen geringen Reize hin, welche die Oberfläche des Tieres treffen. Trifft ein stärkerer Reiz das Tier, so bewegt es sich mit größerer Schnelligkeit auf die Quelle jenes Reizes hin oder von ihr weg. Man hat zeigen können, daß chemische und physikalische Einwirkungen die Bewegung der Amöben dirigieren; bald ist es die Temperatur, bald elektrischer Strom, bald die chemische Beschaffenheit der Umgebung, welche ihre Bewegungsrichtung und Schnelligkeit bedingen. Genauere Untersuchungen haben es höchst wahrscheinlich gemacht, daß alle diese Kräfte im gleichen Sinn auf die Amöbe einwirken; indem sie die Oberflächenspannung erhöhen oder herabsetzen, veranlassen sie die Einziehung oder Ausstreckung von Pseudopodien. Die Richtung, aus der sie wirken, und ihre Intensität sind die Ursache für die Richtung und Schnelligkeit der Amöbenbewegung. Während die Amöbe wie ein Tropfen Flüssigkeit hin und her fließt, können wir ihre Bewegung vollkommen dirigieren, ebenso wie wir etwa durch Beherrschung der in Betracht kommenden Naturkräfte die Bewegung eines anorganischen Flüssigkeitstropfens zu lenken vermögen. Ebenso wie bei einem solchen müssen wir aber stets im Auge behalten, daß die Reaktionen verschieden ausfallen, je nach den Schicksalen, welche der Tropfen vor dem Beginn des Versuchs durchgemacht hat. Eine Amöbe reagiert auf die äußeren Kräfte verschieden, je nachdem sie jung oder alt ist, je nachdem kurze oder lange Zeit seit der letzten Nahrungsaufnahme vergangen ist usw. Alle diese Vorgänge haben nämlich einen wesentlichen Einfluß auf den Zustand ihrer Körpersubstanz, speziell auf deren Oberfläche. Wir können jedenfalls sagen, die uns zunächst so kompliziert erscheinenden Bewegungen einer Amöbe lassen sich alle auf chemische und physikalische Kräfte zurückführen.

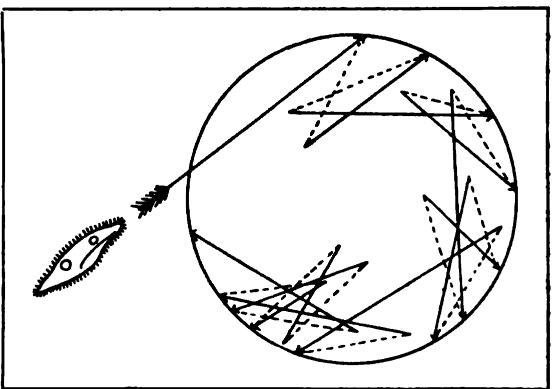


Abb. 740. Chemotropismus bei Paramaecium. Der Kreis stellt die Grenze des diffundierenden Flüssigkeitstropfens, die Linie die Bewegungsrichtung des Infusors dar. Nach Jennings.

Die gleichen Erscheinungen, wie bei einer Amöbe, können wir auch bei komplizierter gebauten Protozoen, z. B. bei Infusorien, beobachten. Bei dem Infusor Paramaecium hat man eine Reihe von Tropismen nachgewiesen, aus denen sich die charakteristischen Bewegungen während des Lebens des Tieres zusammensetzen. Es hat sich gezeigt, daß diese Infusorien sich an Stellen von bestimmter Wärme und chemischer Zusammensetzung stets zusammenfinden; sie suchen Orte von bestimmter Belichtung, von bestimmter Beschaffenheit des Untergrundes auf, und sie halten sich mit Vorliebe an der Oberfläche des Wassers, welches sie bewohnen. All das ist bewirkt durch eine Reihe von Tropismen, also zwangsweisen Bewegungen. Wir wollen zunächst nur einen derselben ins Auge fassen, den Chemotropismus. Bringt man in einen Tropfen Flüssigkeit, in welchem sich zahlreiche Paramaecien aufhalten, ein kleines Tröpfchen Wasser, in welchem Kohlensäure oder eine andere schwache Säure gelöst ist, so sammeln sich die Infusorien bald alle im Bereich dieses Tropfens an. Er stellt geradezu eine chemische Falle dar. Die Ansammlung der Paramaecien erfolgt nun in folgender eigentümlichen Weise: Die Tiere schwimmen unter leichter Drehung des Körpers in der von ihnen bewohnten Flüssigkeit nach allen Richtungen hin und her. Dieses Um-

herschwimmen stellt eine Probierbewegung dar, welche durch Eigentümlichkeiten im Bau des Tiers in ihrem Erfolg unterstützt wird. Durch die Strudelbewegung bestimmt angeordneter Wimpern werden nämlich stets neue Proben der umgebenden Flüssigkeit gegen eine empfindliche Stelle am Vorderende des Tiers geschleudert. Je nach der Beschaffenheit der Probe erfolgt eine Reaktion des Tiers. Beim regellosen Hin- und Herschwimmen geraten die Paramaecien gelegentlich in den säurehaltigen Wassertropfen; sie schwimmen in ihn hinein, ohne irgendwie durch eine Reaktion anzudeuten, daß der Unterschied für sie bemerkbar war. Haben sie aber den Tropfen durchschwommen und sind an dessen entgegengesetztem Rand angelangt, so zucken sie in einer eigenartigen Weise zurück, wobei infolge ihrer charakteristischen Bewegungsweise der Körper gegenüber der früheren Bewegungsrichtung in einen Winkel eingestellt wird. In der neuen Richtung versucht nun das Tier nach einer kurzen Pause wieder vorwärts zu schwimmen, zuckt aber von neuem zurück, wenn es an die Grenze zwischen den beiden Flüssigkeiten anstößt. Hat es einigemal diese Reaktion durchgemacht, so hat sich seine Bewegungsrichtung mehr oder minder vollständig umgekehrt. Es durchschwimmt nun in einer langen Bahn den säurehaltigen Flüssigkeitstropfen, um an dessen entgegengesetztem Rand die gleichen Reaktionen zu zeigen. Indem es den Tropfen in dieser Weise beständig in Zickzacklinien durcheilt, bleibt es in ihm gefangen, bis durch Diffusion die Grenzen zwischen dem Tropfen und dem umgebenden Wasser sich verwischt haben.

Welche Vorgänge haben nun diese eigentümlichen Bewegungserscheinungen begleitet? Die ältere Tierpsychologie nahm an, daß eine Neigung des Tieres für die eine oder andere Zusammensetzung des Wassers vorliege, daß die verschiedenen Bewegungen etwa von Lust- und Unlustgefühlen begleitet seien. Wir haben aber keinerlei Anhaltspunkt für eine derartige Annahme. Wir sehen vielmehr in dem Körper des Infusors eine kleine Maschine, deren Bewegungsorgane sie immer gleichmäßig in einer Richtung vorwärts treiben, bis auf ein Signal hin die Bewegungsrichtung verändert wird. Das vordere Ende des Tiers ist für Unterschiede in der Umgebung empfindlich. Sobald das Vorderende von einer solchen Veränderung berührt wird oder, wie wir uns auszudrücken pflegen, sobald es einen Reiz erfährt, wird die Wirkung dieses Reizes den Bewegungsorganen, also bei dem Infusor den Wimpern, welche den Körper bedecken, übermittelt. Diese schlagen darauf in entgegengesetzter Richtung als vorher; die dadurch erfolgende zurückzuckende Bewegung stellt das Tier automatisch infolge des spiraligen Baues seines Körpers in einen Winkel zur früheren Bewegungsrichtung ein. Sobald die Reizung des Vorderendes nachgelassen hat, beginnt wiederum Vorwärtsbewegung, wodurch das Tier wiederum zur Reizquelle geführt wird. Es wiederholt sich nun der gleiche Vorgang so oft, bis das Tier eine hinreichend große Drehung vollzogen hat, um nun beim Schwimmen für längere Zeit die Reizquelle vermeiden zu können. Die Quellen der bestimmt gerichteten Bewegungen liegen alle in der Organisation des Tiers, in der Konstruktion der kleinen Maschine, die es darstellt. Es ist reizbar gegen Veränderungen in seiner Umwelt. Auf solche Reize, einerlei welcher Art sie sind, kann es nur in einer Form reagieren, welche durch den Bau seines Körpers festgelegt ist. Diese einfachen Grundlagen genügen, um das Tier unter normalen Verhältnissen lebensfähig zu erhalten und zu den Orten hinzuführen, welche für die Erreichung dieses Ziels „zweckmäßig" sind.

Solche zwangsmäßigen Bewegungen führen die Paramaecien zu den kohlensäureausscheidenden Haufen von Bakterien, von denen sie sich nähren, halten sie an diesen fest, führen sie an die bakterienreiche Oberfläche des Wassers. In der Regel, unter natürlichen Verhältnissen, sind diese Bewegungen alle zweckmäßig, indem sie das Tier in einer ge-

eigneten Umgebung festhalten, es vor Gefahren bewahren usw. Unter Umständen können sie aber auch äußerst unzweckmäßig sein, indem sie z. B. das zurückzuckende Tier in eine gefahrdrohende Umgebung bringen. Die Bewegung erfolgt nämlich genau so automatisch nach rückwärts, wenn sich hinter dem Tier gifthaltiges, zu heißes oder sonstwie gefährliches Wasser befindet.

Die Schilderung des ganzen Vorgangs, welcher die Zwangsbewegungen eines kompliziert gebauten Infusors begleitet, wird die Leser dieses Werkes ohne weiteres an jene Vorgänge bei höheren Tieren erinnert haben, welche im letzten Kapitel des ersten Bandes als Reflexe beschrieben worden sind. Auch dort war eine reizaufnehmende Stelle und eine Leitungsbahn zu unterscheiden, durch welche der Reiz einem Orte zugeleitet wurde, an welchem er durch einen bestimmten Vorgang, z. B. eine Bewegung, seine Beantwortung fand. Hier bei dem Infusor, mit seinem einzelligen Körper, handelt es sich nur um eine besonders differenzierte Stelle des Protoplasmas, welche den Reiz aufnimmt; das Protoplasma selbst leitet den Reiz weiter zu den an ihm befestigten Bewegungsorganen, den Wimpern. Da die Definition des Reflexes auf dem Vorhandensein eines Nervensystems basiert, so werden wir am besten diese an Reflexe erinnernden Vorgänge bei einzelligen Tieren als Reflexoide bezeichnen. Sie kommen nur bei höher differenzierten einzelligen Tieren vor, deren Körperbau erlaubt, zwischen einem besondern, durch die Eigenart des Gewebes ausgezeichneten Empfangsort des Reizes, einer Reizleitung und einem Ausführungsort des Reizeffektes zu unterscheiden. Bei manchen Protozoen treten sogar Bildungen auf, welche uns direkt an die Sinnesorgane der höheren Tiere erinnern, z. B. Tastborsten, Augenflecke u. dgl. Trotz dieser Komplikationen ist es aber selbst bei den höchststehenden Protozoen das Protoplasma der einen Zelle, welche alle die für das Leben so wichtigen Aufgaben zu leisten hat, eventuell auch eine Nachwirkung eines Reizes in sich aufspeichert, vergleichbar dem Zentralnervensystem der vielzelligen Tiere.

Echte Reflexe sind, wie wir gesehen haben, vom Vorhandensein eines komplizierter gebauten Nervensystems abhängig. Bei einem höheren Tier sind ebenso wie besondere Bewegungsorgane, so auch besondere Organe ausgebildet, welche Ziel und Richtung der Bewegung bestimmen. Ein Sinnesorgan nimmt einen Reiz auf, ein zentripetaler Nerv leitet diesen zum Zentralnervensystem, wo er an einen zentrifugalen Nerv weitergegeben wird, der wiederum ihn einem Muskel oder einer Drüse zuführt. Dort macht sich als Folgeerscheinung des Reizes eine Bewegung oder eine Sekretion bemerkbar. Durch die Nerven wird also auch hier der ganze Tierkörper zu einer Einheit zusammengefaßt, es wird dadurch ermöglicht, daß die Bewegungen des Tieres auf alle möglichen Reize hin zum Besten des ganzen Körpers ausfallen. Wie bei einer Maschine laufen die Vorgänge bei einem Reflex vollkommen automatisch ab. Daß sie zweckmäßige Bewegungen herbeiführen, ist jeweils durch die Organisation des betreffenden Tiers festgelegt. Durch die Empfänglichkeit für verschiedene Reize können infolge der morphologisch bedingten Leitungsverhältnisse jeweils verschiedene Bewegungen auf die Einwirkung verschiedener Naturkräfte erfolgen. So sehen wir bei höheren Tieren häufig ähnlich den Reflexoiden der Infusorien Reflexe die Tropismen bedingen. Reizung der Sinnesorgane führt zur Steigerung der Intensität oder zur lokalen Auslösung von Bewegungen, welche entweder direkt oder indirekt die Orientierung und Progression zur einwirkenden Quelle der betreffenden Kraft oder von ihr weg zur Folge haben.

Die Lage des Sinnesorgans, die Lage und Art der durch den Reiz aktivierten Bewegungsorgane, all das ist ebenso wie die Verbindung der Teile untereinander von Geburt

an bei dem Tier festgelegt. Ein sehr einleuchtendes Beispiel dafür, daß solche Reflexe durch die Gesamtorganisation des Tieres erst zu etwas Zweckmäßigem werden, wird uns durch manche Ctenophoren oder Rippenquallen geliefert. Es sind dies bekanntlich Tiere, welche einen Körper von eigenartigen Symmetrieverhältnissen besitzen. Sie können kuglig oder ovoid gestaltet sein. An dem oberen Pol des Körpers sitzt eine Statocyste, d. h. ein Gleichgewichtsinnesorgan. Wie im ersten Band schon beschrieben wurde, besteht ein solches bei den Ctenophoren aus einem Statolithen (Gleichgewichtsstein), der auf acht federartigen Borsten balanciert. Die Borsten sind Fortsätze von Sinneszellen, von denen eine leitende Verbindung zu den acht Reihen von Ruderplättchen führt, welche sich wie Meridiane an der Außenwand des Ctenophorenkörpers hinziehen. Wenn nun die Qualle in Gleichgewichtsstellung im ruhigen Meerwasser schwebt, drückt der Gleichgewichtsstein gleichmäßig auf die acht Borsten. Wird sie dagegen durch eine Wellenbewegung auf die eine oder andere Seite geneigt, so drückt der Stein vorwiegend auf zwei oder mehr Borsten, während entsprechend viele auf der Gegenseite entlastet werden. Der Reiz, welcher durch den Druck ausgeübt wird, wird durch das Nervensystem zu den entsprechend gelegenen Reihen von Ruderplättchen weitergeleitet. Die davon betroffenen Ruderplättchen beginnen intensiver zu schlagen; die einseitig stärkere Bewegung richtet den Ctenophorenkörper wieder zu seiner Gleichgewichtslage auf. Jede Veränderung der Gleichgewichtslage reizt also die entsprechenden Sinneszellen und führt durch intensivere Bewegung der entsprechenden Reihen von Ruderplättchen in zweckmäßigster Weise eine automatische Aufrichtung der Qualle herbei.

Je höher eine Tierart steht, um so komplizierter pflegt ihr Körper gebaut zu sein. Eine um so höhere Komplikation der drei Systeme, der Sinnesorgane, des Zentralnervensystems und der effektorischen Organe wird sich also nachweisen lassen. Je vielseitiger und reichlicher Sinnesorgane und Bewegungsorgane sind, um so mehr Nerven müssen von und zum Zentralnervensystem führen; um so mehr Nervenzellen, Neuronen, müssen in letzterem enthalten sein. So finden wir auch tatsächlich bei den höheren Tierformen ein immer zellenreicheres und damit größeres und komplizierter gebautes Zentralnervensystem. Bei einem solchen handelt es sich nicht mehr ausschließlich um die Vermittlung eines zentripetalen Reizes zu einem peripher gelegenen Bewegungsorgan. Es treten vielmehr alle möglichen zentrifugalen Nerven in Verbindung mit einem zentripetalen Nerv und umgekehrt. Im Zentralorgan selbst bilden sich zwischen den einzelnen Nervenzellen und Gruppen von Nervenzellen die mannigfachsten Verbindungen aus. Diese können nicht ohne Folgen auf die Lebenserscheinungen der Tiere bleiben. Man hat direkt den Eindruck, als würde der aus einer Vielheit voneinander mehr oder weniger unabhängiger Organe zusammengesetzte Körper durch das Zentralnervensystem zu einer Einheit zusammengebunden. Alles, was am Körper draußen existiert, hat seinen Repräsentanten im Gehirn. Was am Körper weit auseinander liegt und sich kaum gegenseitig direkt beeinflussen könnte, das ist im Gehirn auf engen Raum zusammengepackt. Hier wird der Körper zu einer neuen Einheit zusammengefügt; was irgendeinen entlegenen Teil des Körpers berührt und reizt, hier wird es sämtlichen Teilen, hier wird es dem Ganzen mitgeteilt. So wird es ermöglicht, daß die kleinsten und scheinbar unwesentlichsten Bestandteile eines komplizierten Tierkörpers gezwungen werden, in zweckmäßiger Arbeit für das Ganze zu wirken. Diese Zusammenfassung der Teile zum Ganzen im Zentralnervensystem läßt sogar den Gedanken aufkommen, ob nicht Bewußtsein und Ichbewußtsein von der Ausbildungsstufe des Zentralnervensystems abhängig sind.

Ein solches höher ausgebildetes Zentralnervensystem ist die Voraussetzung für das Zustandekommen jener komplizierten zweckmäßigen Bewegungen, welche wir als den Ausdruck

von **Instinkten** betrachten. Instinkte sind ebenfalls angeborene zweckmäßige Handlungen. Sie unterscheiden sich von den Reflexen, mit denen sie den automatischen Ablauf gemein haben, nur durch ihre höhere Komplikation. Durch einen bestimmten Reiz ausgelöst, sehen wir bei einem Tier eine Reihe von Bewegungen sich abwickeln, welche in ihrer Gesamtheit eine mehr oder minder komplizierte, für die Erhaltung des Individuums oder der Art zweckmäßige Handlung darstellen. Ich brauche als Beispiele nur an die Brutpflege und Nestbauinstinkte von Bienen und Raubwespen, Trichterwicklern und Vögeln zu erinnern. So vielseitig und kompliziert jene Tätigkeiten auch waren, wir sahen sie doch bis zu einem gewissen Grad vollkommen automatisch ablaufen. Die Tiere, welche sie ausführten, hatten keine Gelegenheit sie zu erlernen. Insekten z. B. begannen mit ihnen oft sofort nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe, ohne daß Eltern vorhanden gewesen wären, von denen sie ihre Ausführung hätten kennen lernen können. Bei genauerer Untersuchung stellen sich Instinkte vielfach als eine Reihe von Reflexen heraus. Von ihnen ist vielfach nur der erste durch eine äußere Einwirkung ausgelöst, und dann bewirkt von der ganzen Reihe einer den anderen. Es ist leicht einzusehen, daß infolgedessen der Ablauf der Reihe unter Umständen dadurch modifiziert oder gestört werden kann, daß ein neuer äußerer Reiz einen neuen interferierenden Reflex herbeiführt.

Damit solche Reflexketten zustande kommen, muß nach unseren früheren Auseinandersetzungen eine besondere morphologische Grundlage vorliegen. Es muß in dem Zentralnervensystem die Möglichkeit einer vielseitigen Verknüpfung rezeptorischer und effektorischer Nerven gegeben sein. Tatsächlich finden wir auch bei all jenen Tieren mit komplizierten Instinkten eine hohe Entwicklung des Zentralnervensystems. Und zwar pflegt diese Entwicklung vor allem jenen Teil des Zentralnervensystems zu betreffen, in welchem eine Verknüpfung der Sinnesorgane mit den Bewegungsorganen des Tierkörpers zustande kommt. Alle jene Tiere, welche hochausgebildete Instinkte besitzen, haben ein Gehirn von beträchtlicher Größe und von weitgehender Differenzierung der einzelnen Teile.

Dabei ist es sehr bemerkenswert, daß die Höhe der Gehirnentwicklung nicht immer von einer weitgehenden einseitigen Differenzierung im sonstigen Bau des Tierkörpers abhängig ist. Wir sehen eine Höchstentwicklung des Gehirns und der Instinkte in einer ganzen Reihe von Tiergruppen unabhängig auftreten. Wohl sind es immer hochstehende Tiergruppen; auch handelt es sich stets um solche Formen, bei denen die Sinnesorgane auf einer hohen Stufe stehen, bei denen ferner die Bewegungsorgane vielseitig und leistungsfähig sind. Bei Tierarten, welche wie die sessilen oder parasitischen Tiere Rückbildungen der Sinnes- und Bewegungsorgane zeigen, pflegt auch das Zentralnervensystem gering ausgebildet zu sein. Im Zusammenhang damit sehen wir auch das Instinktleben reduziert. Wir werden nicht viel von dem „Seelenleben" eines Bandwurms oder einer Muschel erwarten. Es ist aber auffallend, daß in den einzelnen Tierstämmen nicht immer die höchstentwickelten Formen auch in bezug auf die Entwicklung des Gehirns und der Handlungen an der Spitze stehen. Höchststehendes Instinktleben finden wir bei Arthropoden, bei Mollusken und bei Wirbeltieren. Unter den letzteren stehen sicher Vögel und Säugetiere in jeder Beziehung bei weitem am höchsten. Sie lassen Fische, Amphibien und Reptilien in der Entwicklung des Gehirns und der psychischen Fähigkeiten weit hinter sich. Auch unter den Mollusken ist die körperlich höchststehende Gruppe, die der Cephalopoden oder Tintenfische, die einzige, welche über ein kompliziertes Zentralnervensystem und höhere psychische Fähigkeiten verfügt. Bei den Arthropoden sehen wir jedoch mehrfach solche Gipfelpunkte in der Entwicklung erreicht. So tritt uns ein solcher unter den dekapoden Krebsen bei den Krabben, unter

den Arachnoideen bei den Spinnen, unter den Insekten jedoch sowohl bei den hochstehenden Bienen, Wespen und Ameisen als auch bei den tiefstehenden Termiten entgegen. Bei all diesen Gruppen sehen wir für die hohe Entwicklung der Instinkte auch die körperliche Grundlage in einem hochentwickelten Zentralnervensystem gegeben.

Wir haben nun gesehen, daß Reflexe und Instinkte der Tiere stets auf einer mit dem übrigen Erbgut vererbten materiellen Grundlage beruhen. Sie gehören zu den organisatorischen Eigenschaften, welche das Tier bei seiner Geburt mitbekommt. Wie diese unterliegen sie der Variation; wie diese treten sie in erblichen und nichterblichen Varianten auf; wie bei diesen lassen sich schließlich erbliche und nichterbliche Varianten durch äußere Einflüsse herbeiführen. So können wir denn auch den Schluß ziehen, daß sie ebenso wie alle körperlichen Eigenschaften der Auslese unterliegen, welche einerseits dafür sorgt, daß sie auf einmal erlangter Höhe bleiben, andererseits unter Umständen ihre Weiterentwicklung verursachen kann. So wäre denn auch die Entstehung der durch Reflexe und Instinkte bedingten zweckmäßigen Bewegungen der Tiere auf ein körperliches Substrat und mit diesem auf die Einwirkung der Selektion zurückführbar.

Wir haben früher schon davon gesprochen, daß neben den in den Reflexen und Instinkten repräsentierten organisatorischen Eigenschaften des Seelenlebens der Tiere sich bei ihnen auch ein regulatives Geschehen nachweisen läßt, wie wir das auch für die körperlichen Eigenschaften kennen gelernt haben. Es ist kein Zweifel, daß nicht alle Handlungen der Tiere im gleichen Sinn automatisch ablaufen, wie wir das von den Reflexen und Instinkten kennen gelernt haben. Sogar bei den Instinkten können wir unter Umständen eine Regulation durch veränderte äußere Bedingungen feststellen. Nicht immer ist der Instinkt absolut blind.

Die Fähigkeit, die Handlungen je nach den Umständen zu modifizieren, welche wir bei so vielen Tierarten beobachten können, bietet einer natürlichen Erklärung sehr große Schwierigkeiten. Sie ist es, welche viele Forscher überhaupt an der Möglichkeit einer natürlichen Erklärung verzweifeln ließ und sie entweder zu der Annahme drängte, daß sich im Tierleben Kräfte manifestierten, die wir aus der anorganischen Welt nicht kennen; andere wiederum neigten der Annahme zu, daß ähnliche Kräfte und eventuell Vorgänge auch den leblosen Dingen eigentümlich wären, nur von uns nicht erkannt und richtig gedeutet seien. So kam z. B. Haeckel zu der Vorstellung einer Atomseele, wie sie bereits altgriechische Denker angenommen hatten.

Sicherlich liegen hier ganz ähnliche Schwierigkeiten vor, wie sie uns bereits bei der Erklärung regulatorischen Geschehens an dem Tierkörper selbst entgegentraten. Wie wir dort eine Lösung der Rätsel erst von der Zukunft erwarten dürfen, so gilt das in noch höherem Maße von der kaum begonnenen Erforschung des Seelenlebens der Tiere. Wir können ruhig zugeben, daß bis heute noch keine plausible natürliche Erklärung für die oft so komplizierten Handlungen der Tiere, soweit sie nicht unter den Begriff des Instinkts einzuordnen sind, existiert. Oft sehen wir die Tiere handeln, als hätten sie eine bestimmte Vorstellung von dem Zweck, den sie mit der betreffenden Handlung erreichen. In manchen Fällen sehen wir sie zwischen verschiedenen Möglichkeiten wählen und haben dabei den Eindruck eines bestimmt gerichteten Willens. Nachdem so viele schwierige und rätselhafte Vorgänge in der Natur im letzten Jahrhundert sich haben analysieren lassen, brauchen wir nach meiner Meinung auch diesen Problemen gegenüber den Mut nicht aufzugeben. Ich will nur eine Deutungsmöglichkeit kurz skizzieren. Immer wieder sind uns als ein wesentliches Moment bei den Handlungen der Tiere die von mir so genannten Probierbewegungen begegnet. In der

Organisation vieler Tiere ist es begründet, daß sie auf einen bestimmten Reiz hin eine Serie von Bewegungen ausführen, von denen je nach der Qualität des Reizes nur eine zur vollkommenen Durchführung gelangt oder eine ganze Reflexkette auslöst. Wir können uns vorstellen, daß durch die verschiedenen Probierbewegungen sozusagen eine Reihe von verschiedenen Möglichkeiten des Handelns zur Auswahl dargeboten wird. Welche dieser Tätigkeiten nun zur vollständigen Durchführung gelangt, das kann 1. von den quantitativen und qualitativen Eigenschaften des Reizes und 2. von inneren Verhältnissen des gereizten Organismus bzw. des Protoplasmas oder seiner Nervenzellen abhängen.

Wir haben schon vorher, bei Reflexen und Tropismen erfahren, daß die Vergangenheit einer Zelle einen großen Einfluß darauf haben kann, in welcher Weise sie auf einen bestimmten Reiz antwortet. Hat z. B. eine Amöbe durch Ausstrecken von Pseudopodien auf einen bestimmten Temperaturreiz reagiert, darauf einen Nahrungskörper umflossen und ihn gefressen, so kann dadurch eine derartige Veränderung an ihr vor sich gegangen sein, daß sie nunmehr auf den gleichen Reiz in anderer Weise oder gar nicht mehr reagiert. In einem solchen Fall, nämlich nach erfolgter Nahrungsaufnahme haben wir direkt eine stoffliche Veränderung an dem gereizten Körper feststellen können. Aber auch in solchen Fällen, in denen wir eine solche nicht direkt konstatieren können, dürfen und müssen wir sie wohl annehmen. Jennings hat z. B. gezeigt, daß das Infusor Stentor auf Berührungsreize durch eine Serie von Bewegungen reagiert, welche in genau der gleichen Reihenfolge immer wieder erfolgen, wenn man ein frisches Tier zuerst leise und dann immer stärker reizt. Zuerst biegt es sich zur Seite, dann zieht es sich zusammen, verkriecht sich immer tiefer in die Gallerte, welche es ausgeschieden hat, dreht sich schließlich um, löst sich ab und schwimmt davon. Ein Tier, welches nun einmal auf die sechs Reizstufen die sechs verschiedenen Reizantworten gegeben hat, ist dadurch so verändert, daß es bei einem neuen Versuch bei einem ganz leichten Reiz schon mit einer der stärkeren Reaktionen antwortet. Man hat mit einem gewissen Grade von Recht solche Vorgänge mit den Erscheinungen des Gedächtnisses verglichen. Richtiger reiht man sie unter die Reiznachwirkungen ein, wie sie uns auch im Nervensystem der höheren Tiere entgegentreten. Es ist immerhin bemerkenswert, daß solche sich schon in dem Protoplasmakörper eines Protozoons nachweisen lassen.

Sicher spielen solche Nachwirkungen eine sehr große Rolle bei den Handlungen der höheren Tiere. Wir werden sie auch wohl zur Erklärung derjenigen Erscheinungen heranziehen müssen, welche wir als Äußerungen eines richtigen Gedächtnisses ansehen. Äußerungen von Gedächtnis finden wir schon bei relativ niederen Tieren, vor allem aber bei Arthropoden. Sie sind um so ausgesprochener, je weniger die betreffenden Tiere Instinkttiere sind. So wie wir schon bei den körperlichen Eigenschaften der Tiere feststellen konnten, daß die Fähigkeit zur Regulation um so geringer ist, je höher differenziert der Bau eines Tieres ist und je besser es durch seine organisatorischen Anpassungen seinem Lebensraum eingefügt ist, so sehen wir auch die Tiere mit sehr hoch differenzierten, für ganz spezielle Handlungen ausgebildeten Instinkten zu Modifikationen ihrer Tätigkeiten relativ wenig geeignet. Je weniger einseitig die Instinkte ausgebildet sind, um so größer sind die Fähigkeiten zu Regulationen. So sahen wir unter den Hymenopteren z. B. die Raubwespen durch den Instinkt für ihre Tätigkeiten in sehr enge Bahnen gezwängt, während die sozialen Insekten eine viel größere Regulationsfähigkeit zeigten. Unter den letzteren stehen aber in dieser Beziehung die Wespen und Ameisen viel höher als die Bienen mit ihren einseitiger differenzierten Instinkten. Trotzdem sehen wir auch solitäre Wespen und Bienen in jedem einzelnen Falle auf Grund von Gedächtniseindrücken ihren Bau wiederfinden. Es scheint

allerdings, daß dies bei den verschiedenen Formen in verschieden weitgehendem Maße durch Instinkte ermöglicht sein kann.

Unzweifelhaft sehen wir aber bei den sozialen Insekten durch eigene Erfahrung erworbene Gedächtniseindrücke auf die Handlungen der Individuen modifizierend einwirken. Ameisen und Bienen finden mit Hilfe ihres vorzüglichen Ortsgedächtnisses ihren Bau auch dann wieder, wenn dessen Umgebung verändert worden ist. Sie finden ihn aber nur dann mit Sicherheit, wenn sie gelernt hatten, die Eindrücke der neuen Umgebung ihrem Gedächtnis einzuprägen (vgl. S. 723). Bei Ameisen und Bienen hat man sogar durch Dressurversuche das Vorhandensein eines Gedächtnisses nachgewiesen. Wasmann hat gezeigt, daß eine Ameise, welche wiederholt mit dem Finger durch die Glaswand ihres künstlichen Nestes hindurch erschreckt worden war, auf denselben nicht mehr reagierte, nachdem sie die Erfahrung gemacht hatte, daß er ungefährlich war. In der neuesten Zeit sind sehr zahlreiche Versuche durchgeführt worden, aus denen hervorgeht, daß man Bienen auf bestimmte Futtergefäße, auf bestimmte Örtlichkeiten und sogar auf bestimmte Farben dressieren kann. Ja, sogar Garnelen und Krabben haben sich als dressierbar erwiesen.

Nicht nur solche einfache Gedächtniseindrücke von sinnlichen Wahrnehmungen haben sich bei Arthropoden feststellen lassen, sondern es gibt Beweise dafür, daß sie auch imstande sind, Assoziationen zu bilden. Von Buttel-Reepen hat ein berühmt gewordenes Beispiel davon für Honigbienen beschrieben. Nachdem solche auf der Fensterbrüstung eines Hauses Honig gefunden hatten, konnte er beobachten, daß die gleichen Bienen am Tage darauf die sämtlichen Fenster des betreffenden Hauses nach Honig absuchten. Es mußte also bei diesen Tieren eine Verknüpfung der Vorstellung des Honigfindens mit der Vorstellung von einem Gebilde von der Art eines Fensters stattgefunden haben.

Die höchste Stufe von psychischen Fähigkeiten finden wir bei den Wirbeltieren und unter ihnen bei den Säugetieren und Vögeln. Sie sind es, deren Gehirn am umfangreichsten unter allen Tieren ist, und bei denen die größte Menge von verknüpfenden Bahnen im Zentralnervensystem vorhanden ist. Auch bei den Handlungen dieser höchststehenden Tierformen spielen Reflexe und Instinkte noch eine sehr große Rolle. Daneben finden wir bei ihnen die regulatorische Sphäre sehr hoch entwickelt. Bei manchen Formen, besonders unter den Säugetieren ist das Gedächtnis für sinnliche Eindrücke ganz außerordentlich hoch ausgebildet. Es ergibt sich dies schon aus der Dressierbarkeit vieler Tierarten. Wir haben im neunten Kapitel dieses Bandes bereits erörtert, daß besonders die geselligen und herdenbildenden Tiere diese Fähigkeiten aufweisen. Vielfach werden die dort geschilderten, aufs feinste den natürlichen Lebensverhältnissen der Tiere angepaßten Fähigkeiten noch ganz in das Gebiet der Instinkte zu rechnen sein.

In noch viel höherem Maße wie bei den Insekten sehen wir bei den Wirbeltieren die Fähigkeit Assoziationen zu bilden entwickelt. Wir sehen sie höchst komplizierte Handlungen ausführen, welche darauf schließen lassen, daß für sie bestimmte Kategorien von Gegenständen existieren. Es kann wohl kein Zweifel darüber existieren, daß viele von ihnen mit bestimmten Lauten bzw. mit Worten bestimmte Begriffe verbinden.

Von dieser Feststellung ist nur ein kleiner Schritt bis zu der Anerkennung einer mehr oder weniger selbständigen Intelligenz bei Vögeln und Säugetieren. Es ist dies ein Problem, um welches viel gestritten worden ist. Es muß anerkannt werden, daß der Gegenstand noch viel zu wenig genau und sachgemäß studiert ist, um ein abschließendes Urteil zu erlauben. Wer viel mit Vögeln und Säugetieren zu tun gehabt hat, wer sie abgerichtet hat und sie in täglichem Umgang untereinander und mit Menschen beobachten konnte, wird

meistens geneigt sein, ihnen Intelligenz zuzusprechen. Man hat vielfach den Eindruck, daß Vögel und Säugetiere selbständige Gedanken und Entschlüsse zu fassen imstande sind. Ich kann an dieser Stelle nicht auf Beweise und Gegengründe für und gegen diese Anschauung eingehen. Ich kann nur hervorheben, daß ich selbst geneigt bin, den Tieren höhere Fähigkeiten in dieser Beziehung zuzutrauen.

Allerdings von der Entwicklung, welche in der neuesten Zeit die Psychologie der höheren Tiere genommen hat, verspreche ich mir keine großen Ergebnisse für die Wissenschaft. Es ist allgemein bekannt, daß in den letzten Jahren einige dressierte Pferde und Hunde durch ihre scheinbar überwältigenden Leistungen das allergrößte Aufsehen erregt haben. Diese Tiere sollen durch eine mit den Extremitäten ausgeführte Klopfsprache mit dem Menschen in Verbindung treten und ihm Rede und Antwort stehen. Sie geben ihm nicht nur auf alle möglichen Fragen Antwort, sondern sie lösen auch schwierige arithmetische Aufgaben. Gewiß sind die betreffenden Tiere Beispiele von außerordentlich hochstehenden Dressurleistungen. Die Versuche beweisen eine außerordentliche Feinheit der Sinnesreaktionen, eine bedeutende Kraft des Gedächtnisses bei den Tieren. Die bisher mitgeteilten Tatsachen, und was ich selbst an den Tieren beobachtete, konnten mich aber nicht davon überzeugen, daß sie imstande sind, selbständige Gedanken aus vollkommen menschlichen Sphären zu fassen und sie dem Menschen mitzuteilen. Vieles, was von den sogenannten Gedanken dieser denkenden Tiere mitgeteilt worden ist, ist so phantastisch, daß man ohne weiteres die Mitarbeit eines in dieser Richtung begabten menschlichen Gehirns dabei herausmerkt.

Ich traue den höheren Tieren alle möglichen geistigen Fähigkeiten zu; ich glaube aber kaum, daß diese sich aus der Sphäre erheben werden, welche von den Lebensbedingungen der betreffenden Arten umschrieben wird. Ein genaues Studium des Seelenlebens der höheren Tiere wird uns sicherlich viel merkwürdigere Dinge kennen lehren, als es angeblich die Elberfelder Pferde und der Mannheimer Hund tun. Wollen wir hoffen, daß bald die Entwicklung einsetzt, welche uns gesicherte Tatsachen über dies wichtige Gebiet des Tierlebens bringt.

Register.

* bedeutet Abbildung.

Register.

* bedeutet Abbildung.

Einführung in die allgemeine Biologie. Von W. T. Sedgwick und E. B. Wilson. Autorisierte Übersetzung nach der zweiten Auflage von Dr. R. Thesing. Mit 126 Abb. gr. 8. 1913. Geh. M. 6.—, in Leinwand geb. M. 7.—

Das Werk beabsichtigt, den Anfänger zu einem tieferen Verständnis des Baues und der Funktionen der Lebewesen hinzuführen. Eine Kenntnis, wie sie heute zur allgemeinen Bildung gehört, und die zugleich die Grundlage für ein eindringenderes Studium der allgemeinen Biologie, Zoologie, Botanik, Physiologie oder Medizin liefert. Die vorliegende deutsche Ausgabe wurde auf Grund der zweiten englischen Auflage veranstaltet, die gegenüber der ersten Auflage durch Einbeziehung der einzelligen Tiere und Pflanzen erweitert wurde. Gegenüber dem englischen Original erscheint die deutsche Ausgabe mit einem reicheren Anschauungsmaterial versehen, außerdem mußten auch an zahlreichen Stellen, so vor allen Dingen bei dem Abschnitt über einzellige Tiere, verschiedene Änderungen vorgenommen werden, die sich durch den Fortschritt der Forschung als notwendig erwiesen.

„Die Verfasser verstehen es in geradezu wunderbarer Weise, durch gut gewählte Beispiele die Lebensformen der Tier- und Pflanzenwelt einander gegenüberzustellen: ein Regenwurm, ein Farnkraut, zwei Lebensformen, die biologisch so vieles gemeinsam haben, daß man schwerlich bessere Vergleichsgegenstände finden kann. Wie nun die Verfasser, von diesen beiden Beispielen ausgehend, zu immer höheren Formen aufsteigen, immer bemüht, die jeweiligen Studienobjekte im Rahmen des biologischen Gesamtbildes zu zeigen, wie sie die Anpassung der Tiere aneinander, ihre Beziehung zur Umgebung und anderes mehr klar legen und wie sie insbesondere stets bestrebt bleiben, durch sehr geschickt gewählte Gleichnisse und Bilder ihren schwierigen Stoff einem Laien klar zu machen, das alles sind Vorzüge dieses Lehrbuches, die es vor vielen andern auszeichnen. Die Übersetzung Thesings liest sich glatt und formvollendet." (Kölnische Zeitung.)

Mendels Vererbungstheorien. Von W. Bateson, M. A., F. R. S., V. M. H. Aus dem Englischen übersetzt von Alma Winckler. Mit einem Begleitwort von R. von Wettstein sowie 41 Abbildungen im Text, 6 Tafeln und 3 Porträts von Mendel. gr. 8. 1914. Geheftet M. 12.—, in Leinwand gebunden M. 13.—.

Dieses Buch soll eine Darstellung der Mendelschen Entdeckung sowie der neuesten in den letzten Jahren durch die Anwendung dieser Forschungsmethoden auf die verschiedenartigsten Pflanzen und Tiere erworbenen Erfahrungen geben. Die interessantesten dieser neueren Ergebnisse beziehen sich auf die Vererbung von Geschlechtsmerkmalen, auf die Bedeutung des „Rückschlags" und ähnliche biologische Probleme, welche augenblicklich besonderes Interesse beanspruchen. Eine Reihe der angeführten Beispiele dient zur Illustration der Anwendung Mendelscher Theorien auf die Vererbung beim Menschen. Es ist insbesondere gezeigt worden, daß die bei der Vererbung von Farbenblindheit und gewissen anderen abnormen Zuständen beobachteten Eigentümlichkeiten völlig in Einklang stehen mit einem bestimmten und gesetzmäßigen Vererbungsschema.

Pflanzenanatomie. Von W. J. Palladin, Professor an der Universität in Petersburg. Nach der 5. russischen Auflage übersetzt und bearbeitet von Dr. S. Tschulok, Privatdozent an der Universität Zürich. Mit 174 Abb. gr. 8. 1914. Geh. M. 4.40, in Leinw. geb. M. 5.—

Nachdem die Pflanzenphysiologie Palladins in Deutschland mit Beifall aufgenommen wurde, lag es nahe, auch die Anatomie dieses bei uns hochgeschätzten Botanikers, die im Russischen bereits 5 Auflagen erlebt hat, ins Deutsche zu übertragen. Es gab bisher kein Werk, das eine Mittelstellung eingenommen hätte zwischen den umfangreichen Spezialwerken und den kürzeren Abschnitten, die diesem Gegenstand in den botanischen Gesamtlehrbüchern gewidmet zu sein pflegen. In diese Lücke wird das neue Buch eintreten. Es möchte der Begleiter der jungen Studierenden in die Vorlesungen über Pflanzenanatomie werden. Eine große Zahl vorzüglicher Abbildungen ist gerade für diesen Gegenstand sehr zweckmäßig. So wurde das gesamte Illustrationsmaterial, den modernsten Ansprüchen entsprechend, von Grund aus neu gestaltet.

Lehrbuch der Paläozoologie. Von Dr. Stromer von Reichenbach, a. o. Professor an der Universität München. In 2 Teilen. gr. 8. In Leinwand geb. je M. 10.—. I. Teil. Wirbellose Tiere. Mit 398 Abb. 1909. II. Teil. Wirbeltiere. Mit 234 Abb. 1912.

„Nach diesem Werk bestand ein wahres Bedürfnis.... Der Verfasser geht auch auf Organisation und Lebensweise der Tiere ein und vermeidet die gerade in der Paläontologie so an der Tagesordnung befindlichen systematischen Streitfragen.... Als besondere Vorzüge des Werkes möchte ich rühmen, daß es von den lebenden Formen zu den fossilen vorschreitet und keine besonderen geologischen Kenntnisse voraussetzt. Dadurch wird es für den Tierkundigen besonders wertvoll, während es dem Geologen den Vorteil bietet, daß darin vielmehr auf Verhältnisse im Bau der Tiere eingegangen wird, als der Geologe für seine Zwecke sonst in Lehrbüchern der Zoologie findet. So wird es für beide Wissenschaften fruchtbar sein. Die Abschnitte über Erhaltungsbedingungen von Fossilien, die Bedeutung und Bildung der Skelette verpflichten ebenfalls zu Dank. Wie man sieht, hat der Verfasser mit glücklichem Blick gerade die wenig gepflegten Grenzbeziehungen erfaßt.... Die illustrative Ausstattung mit ihren vielen Originalbildern ist ganz hervorragend...." (Die Natur.)

Anleitung zur Kultur der Mikroorganismen. Für den Gebrauch in zoologischen, botanischen, medizinischen und landwirtschaftlichen Laboratorien. Von Dr. Ernst Küster, Professor an der Universität Bonn. 2., vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 25 Abbildungen. gr. 8. 1913. Geh. M. 8.—, in Leinwand geb. M. 8.60

Das Buch gibt eine Anleitung zum Kultivieren aller Arten von Mikroorganismen (Protozoen, Flagellaten, Myzetozoen, Algen, Pilzen, Bakterien), bringt eine Übersicht über die wichtigsten Methoden zu ihrer Gewinnung und Isolierung, behandelt ihre Physiologie, insbesondere die Ernährungsphysiologie, soweit ihre Kenntnis für Anlegen und Behandeln der Kulturen unerläßlich ist, und versucht zu zeigen, in wie mannigfacher Weise die Kulturen von Mikroben für das Studium ihrer Entwicklungsgeschichte, Physiologie und Biologie verwertet werden können und schon verwertet worden sind.

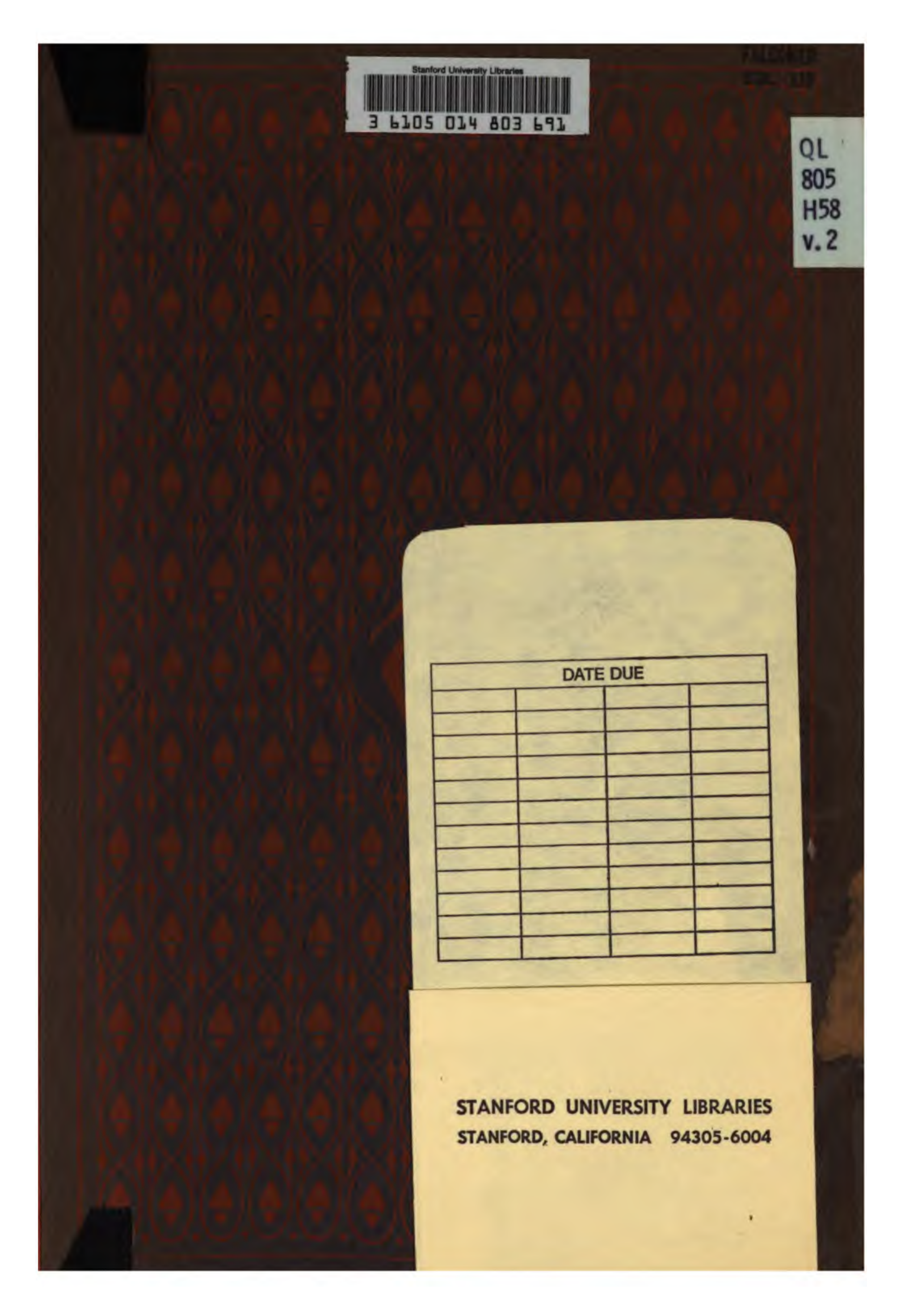
„Das Buch erfüllt nicht nur seinen eigentlichen Zweck in ausgezeichneter Weise, indem es mit peinlichster Genauigkeit und Sorgfalt und unter Berücksichtigung der zahlreichen und verstreuten Literaturangaben eine Übersicht zur Gewinnung und Isolierung sowohl der Bakterien als auch – was uns besonders wertvoll erscheint – der Protozoen, Flagellaten, Algen, Pilze usw. gibt, sondern es bietet weit mehr. Der allgemeine Teil, der unter anderem die Frage ‚Wasser und Glas', die verschiedenen Nährsubstrate, den Einfluß von Sauerstoff, die Wirkung von Giften und Stoffwechselprodukten behandelt, der spezielle Teil, der sich mit den Gruppen der Mikroorganismen, ihren Fundstellen, ihren Ernährungsbedingungen, ihren biologischen Eigenschaften beschäftigt, der Anhang endlich, der den Züchtungsmethoden höherer Lebewesen gewidmet ist, bietet eine derartige Fülle von Anregungen, daß das Werk jedem praktisch und wissenschaftlich arbeitenden Biologen willkommen sein wird." (Die Naturwissenschaften.)











Stanford University Libraries
3 6105 014 803 691
QL
805
H58
v.2
DATE DUE
STANFORD UNIVERSITY LIBRARIES
STANFORD, CALIFORNIA 94305-6004